

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS – UFAM
Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais – PPGBTRN

**História natural de peixes de igarapés amazônicos:
utilizando a abordagem do Conceito do Rio
Contínuo**

LUCÉLIA NOBRE CARVALHO

Manaus, Amazonas

Fevereiro/2008

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

LUCÉLIA NOBRE CARVALHO

**História natural de peixes de igarapés amazônicos:
utilizando a abordagem do Conceito do Rio Contínuo**

ORIENTADOR: JANSEN ALFREDO SAMPAIO ZUANON, Dr.

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais, do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

Manaus, Amazonas

Fevereiro/2008

Ficha catalográfica

C331

Carvalho, Lucélia Nobre

História natural de peixes de igarapés amazônicos: utilizando a abordagem do conceito do rio contínuo / Lucélia Nobre Carvalho.--- Manaus : [s.n.], 2008.

xiv, 142 f. : il.

Tese (doutorado) --- INPA/UFAM, Manaus, 2008

Orientador : Jansen Alfredo Sampaio Zuanon

Área de concentração : Ecologia

1. Peixes – Amazônia Central. 2. Sistemas Ióticos. 3. Estrutura de comunidades. 4. Estrutura trófica. I. Título.

CDD 19. ed. 597.0929811

Sinopse:

Características da ecologia e história natural das assembleias de peixes de igarapés foram avaliadas sob a perspectiva do “Conceito do Rio Contínuo” em igarapés de 1ª a 5ª ordem na Amazônia Central. Amostragens da ictiofauna e de macroinvertebrados disponíveis para os peixes foram realizadas em 15 pontos distribuídos em três bacias hidrográficas. Foram determinadas a riqueza, abundância e biomassa das espécies e categorias tróficas dos peixes ao longo do contínuo longitudinal. Foi avaliado o papel dos fatores ambientais na distribuição das espécies de peixes. Informações sobre a história natural de algumas espécies de peixes de igarapés foram fornecidas.

Palavras-chave: Conceito do Rio Contínuo, igarapés, peixes, macroinvertebrados, história natural, Amazônia Central.

Dedicatória

Dedico este trabalho aos meus pais José Auxiliador e Iraci, minha irmã Priscila, meus sobrinhos Luccas e Luann e ao meu amor, Rafael.

AGRADECIMENTOS

Ao amigo e orientador, Dr. Jansen Zuanon, pela agradável convivência em laboratório e campo ao longo desses quatro anos; por sempre se prontificar a me ajudar em todas as fases deste trabalho, pelas oportunidades e principalmente pelos ensinamentos em campo. Sempre será um prazer trabalhar junto com você!

Durante os quatros anos de meu doutoramento obtive ajuda de muitas pessoas e espero conseguir lembrar de todas.

Ao Professor Jorge Luis Nessimian pelo auxílio com a metodologia para coletar os macroinvertebrados e pelas conversas produtivas e divertidas.

Aos orientados Raoni Rosa Rodrigues e Fabíola Ártemis do Valle pela colaboração em diferentes fases deste trabalho, mas que foram cruciais para a conclusão do mesmo, além da agradável companhia é claro! A Luana Fidélis, a Luanita que chegou na segunda etapa do trabalho trazendo muita energia boa e alegria no campo, laboratório e em outros espaços multidimensionais. Em campo, foram muitos amigos que gentilmente me socorreram: Andrezinho (Gaúcho), Leandro Sousa (Gabiru), Hélder Espírito Santo, Renildo, Alberto Akama (Akalhama, sofá-cama), Murilo Dias (Murilo Rosa ou Benício). Aos assistentes de campo Naldo (rio Urubu), Caboclinho e Beto (Rio Preto da Eva), Darlan de Sousa Gonçalves e Francisco da Silva Amorim (rio Cuieiras). Ao Ocírio Pereira da Silva (Juruna) o melhor assistente de campo que eu poderia ter tido que participou de todas as etapas deste trabalho sempre sorrindo.

Ao PDBFF que tornou a minha experiência nos igarapés amazônicos extremamente agradável em virtude das queridas pessoas que trabalham e trabalharam neste projeto assim como pela logística impecável e financiamento das excursões.

Ao Projeto Igarapés pelo financiamento concedido (FAPEAM, CNPq e Fundação “O Boticário” de Proteção à Natureza), e também a galera do Projeto Igarapés pelas maravilhosas excursões, boas risadas, e pela oportunidade de pela primeira vez observar o fenômeno do “Hidrolobisomen”.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de doutorado e taxa de bancada.

Ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA/RAN) pela licença concedida (Processo nº: 02005.002640/04-18).

Ao Instituto (IPÊ) pela oportunidade de trabalhar no rio Cuieiras e pela excelente logística fornecida. Ao BECA (IEB) pelo apoio concedido a execução da segunda etapa deste estudo. A Fundação Espírito Santo pelo fomento doado para algumas excursões de campo.

À Dra. Neuza Hamada pelo empréstimo de alguns coletores de macroinvertebrados.

Ao laboratório de análises de água do INPA em nome do Dr. Assad pelo uso dos aparelhos.

Ao laboratório LFC do INPA em nome de Dr. José Alves Gomes e Renata Schmidt pelo empréstimo dos detectores de peixes elétricos.

Aos professores do BADPI pelos ensinamentos e bons momentos e identificação de algumas espécies de peixes.

Aos queridos amigos da turma de mestrado do BADPI de 2004, Luiza, Rodrigo (Doce de Leite) e Cylene (Ciclone) pelos momentos divertidos e pela cumplicidade.

A todos os funcionários do BADPI e principalmente, as secretárias Carminha e Elany pelo auxílio e paciência.

Ao Victor Landeiro pelo auxílio com o Programa R.

À Renata Frederico pela confecção de um lindo mapa!

Aos queridos amigos que foram surgindo durante o percurso deste trabalho; André Galuch, Fernando Mendonça, Amanda Mortati, Marcelo Menin, Alberto Akama, Akemi Shibuya, Camila, Vinicius, Domingos, Thiago, Viviane, Vitão, Rubens, Vitinha, Gislene Vilara, Leandro Sousa, Jayme, Renata Frederico.

Às minhas queridas amigas Lús: Luiza, Lucéia e Luana pelos programas Clube da Luluzinha!

Às minhas amigas Erikão e Vanessão que mesmo com a distância sempre estarão presentes em minha vida.

Aos meus pais, José A. S. Carvalho e Iraci Nobre Carvalho pelo apoio incondicional nas minhas escolhas, inclusive a de trabalhar na Amazônia e ficar tão longe da família.

À minha irmã Priscila Nobre Carvalho e aos meus lindos e fofos sobrinhos, Luccas C. Nobre de Abreu e Luann C. Nobre de Abreu.

Ao **Rafael Soares de Arruda**, meu companheiro, por seu carinho, cuidado, serenidade, apoio, conselhos e por tudo que me ensina. E, simplesmente por fazer a minha vida mais iluminada e feliz!

*“Continuo a continuar o contínuo que continuo a fazer.
Não sei até quando vou continuar a continuar o
continuum [...].”
Continuamente,
Aliecul Stardust (2007)*

Hino Igarapés

Helogenes, Helogenes
Salve a pátria dos igarapés
Helogenes, Helogenes
Corações, mentes, água e fé

Jorge L. Nessimian (Alter do Chão, Pará, 2006)

RESUMO

O “Conceito do Rio Contínuo (CRC)” descreve a estrutura e função das comunidades aquáticas de forma contínua ao longo do curso do rio. Este conceito propõe que a distribuição das espécies acompanha os gradientes abióticos, principalmente em função do processamento de matéria orgânica e por meio de diferentes padrões tróficos ao longo do gradiente longitudinal. O presente estudo teve como objetivo analisar características da distribuição, ecologia e história natural das assembleias de peixes de igarapés, sob a perspectiva do conceito do rio contínuo. O estudo foi realizado em igarapés de primeira a quinta ordem, localizados principalmente nas áreas de estudos do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) em floresta primária e contínua situada a 80 km ao norte da cidade de Manaus, Amazonas, Brasil. Os igarapés amostrados pertenceram a três bacias hidrográficas: rio Cuieiras, rio Preto da Eva e rio Urubu. Para a consecução dos objetivos foram utilizados diferentes métodos de amostragem da ictiofauna, incluindo o uso de diferentes técnicas e aparelhos de coleta, observação direta durante sessões de mergulho livre, informações obtidas por meio de análise de conteúdos estomacais de exemplares preservados e disponibilidade de presas (macroinvertebrados) no ambiente. Foram realizadas duas campanhas de campo concentradas no período da vazante. A abordagem longitudinal identificou que a vazão foi o principal preditor da estrutura e funcionamento das assembleias de peixes. Duas espécies de caracídeos e uma de peixe elétrico, estudadas em detalhe, apresentaram preferência por algum tipo de presa, entretanto, também consumiram presas em proporções semelhantes à sua disponibilidade no ambiente. O consumo de presas abundantes pode indicar que estas espécies, apesar de serem seletivas, apresentam alguma plasticidade alimentar, adequando suas preferências às flutuações da disponibilidade de alimento. As espécies de caracídeos selecionaram fontes alóctones para consumo em diferentes ordens de igarapés, o que implica que o aporte deste tipo de recurso pode ser constante e previsível. Sendo assim, os recursos provenientes da mata ripária parecem ter elevada importância não apenas em igarapés de pequena ordem, mas também em igarapés maiores (4ª e 5ª ordens). O CRC demonstrou ser uma ferramenta útil para compreender como as assembleias de peixes de igarapés de 1ª a 5ª ordem estão organizadas ao longo do contínuo de tamanho (e atributos estruturais relacionados). Entretanto, detalhes da história natural e interações mais complexas das espécies de peixes só puderam ser observados a partir de observações diretas durante sessões de mergulho, o que evidencia o valor da utilização de diferentes formas de obtenção de dados em estudos ecológicos de campo.

ABSTRACT

The River Continuum Concept (RCC) describes the predictable modifications of the structure and function of aquatic communities along river courses. The concept establishes that the longitudinal distribution of species is directly related to abiotic gradients, mainly resulting from the processing of organic matter and its subsequent utilization by means of different trophic patterns. This study aimed to analyze the distribution, ecological characteristics and natural history of stream fish assemblages under the perspective of the RCC. The study was done in 1st to 5th order streams situated mostly at the field stations of the Biological Dynamics of Forest Fragments Project (BDFFP), in areas of continuous primary forest approximately 80 km north of Manaus, Amazonas, Brasil. The streams belong to three different river basins: rio Cuieiras, rio Preto da Eva e rio Urubu. Two samplings were done, mainly during the receding of the waters and early dry season. Different sampling methods were employed, including the use of several types of fishing gear; direct underwater observation during snorkeling sessions; data gathered from stomach contents analyzes of preserved specimens; and prey (macroinvertebrates) availability. Overall, stream discharge was the main environmental predictor of the structure and functioning of fish assemblages. Detailed dietary analyzes for two characins and one electric eel species revealed preferences for some prey types; nevertheless, several prey types were also consumed according to their availability in the environment, which indicates the existence of some dietary plasticity. Both characin species strongly selected allochthonous food sources along the stream continuum, indicating some degree of predictability and constancy in the availability of this resource in the environment. Moreover, this result shows the important contribution of the riparian forest as a food source not only for the smaller forest streams, but along the entire continuum up to the 5th order streams. The River Continuum Concept was shown to adequately describe the relations between fish assemblage structure and stream characteristics up to 5th order tributaries in Central Amazon. Nevertheless, details of the natural history and some complex behavioral interactions were evident only by means of direct underwater observations during snorkeling, so reinforcing the need to employ several sampling methods in field ecological studies.

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1: Assembléias de peixes de igarapés ao longo de um contínuo longitudinal na Amazônia Central

- Tabela 1** Localização e características geográficas dos pontos de coleta nas bacias de drenagem do rio Cuieiras (CUI), rio Preto da Eva (RPE) e rio Urubu (URU), na Amazônia Central. 41
- Tabela 2** Correlações de Pearson entre as variáveis abióticas medidas em igarapés de 1ª a 5ª ordem, ao longo de um contínuo longitudinal durante o período de vazante (bacias dos rios Preto da Eva e Urubu) e início da cheia (bacia do rio Cuieiras). 42
- Tabela 3** Valores médios dos parâmetros físico-químicos medidos em igarapés de 1ª a 5ª ordem, durante o período de vazante (bacias dos rios Preto da Eva – RPE - e Urubu - URU) e início da cheia (bacia do rio Cuieiras - CUI). 43
- Tabela 4** Lista de espécies de peixes e suas respectivas categorias tróficas em igarapés de 1ª a 5ª ordem, durante o período de vazante (bacias dos rios Preto da Eva e Urubu) e início da cheia (bacia do rio Cuieiras). 44
- Tabela 5** Presença e ausência das 149 espécies de peixes nos pontos de coleta ao longo do gradiente longitudinal em igarapés de 1ª a 5ª ordem, durante o período de vazante (bacias dos rios Preto da Eva e Urubu) e início da cheia (bacia do rio Cuieiras). (Veja tabela 1 e tabela 3 para as abreviações dos códigos dos pontos de coleta e das espécies). 48
- Tabela 6** Resultados da Análise de Componentes Principais (PCA) mostrando as variáveis relacionadas às características ambientais dos igarapés, seus escores e a porcentagem de variância explicada pelos dois eixos. Valores marcados em negrito indicam variáveis com escores >0,6. 52

CAPÍTULO 2: Relações entre a dieta de peixes e a disponibilidade de presas ao longo de um contínuo longitudinal de igarapés amazônicos

- Tabela 1. Localização dos pontos de coleta e as respectivas ordens (1ª a 5ª) dos igarapés nas bacias de drenagem dos rios Cuieiras (CUI), Preto da Eva (RPE) e Urubu (URU) na Amazônia Central. Valores de vazão e dos eixos de PCoA usados nas correlações. 72
- Tabela 2. Abundância total (número de exemplares) e origem (autóctone ou alóctone) dos táxons encontrados em amostras de substrato de areia e à deriva em igarapés de 1ª a 5ª ordem na Amazônia Central. 73
- Tabela 3. Abundância relativa (%) de presas potenciais consumidas pelas piabas *Hemigrammus bellotti* e *Hyphessobrycon melazonatus* e pelo peixe elétrico *Gymnorhamphichthys rondoni* amostradas nos igarapés de 1ª a 5ª ordem na Amazônia Central (considerando as amostras de deriva para as piabas e da areia para o peixe elétrico). 75

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1: Assembléias de peixes de igarapés ao longo de um contínuo longitudinal na Amazônia Central

Fig 1 Mapa da rede de drenagem na área de estudo na Amazônia Central, destacando a localização dos 15 pontos de amostragens ao longo das bacias do rio Cuieiras (CUI), rio Preto da Eva (RPE) e rio Urubu (URU). Os números após os códigos das bacias indicam as ordens dos igarapés. 53

Fig. 2 Relação entre a vazão (\log_{10}) e (A) riqueza de espécies ($r^2 = 0,311$, $P = 0,031$), (B) número de categorias tróficas ($r^2 = 0,742$, $P < 0,001$), (C) abundância total (número de exemplares) ($r^2 = 0,001$, $P = 0,929$) e (D) a biomassa total (g) ($r^2 = 0,412$, $P = 0,010$) de peixes de igarapés de 1ª a 5ª ordem nas bacias dos rios Cuieiras, Preto da Eva e Urubu. 54

Fig. 3 Distribuição da abundância total das 86 espécies (excluídas espécies de ocorrências únicas) num contínuo longitudinal de igarapés em relação à vazão. Os códigos referentes a cada espécie são fornecidos na Tabela 4. 55

Fig. 4 Distribuição da abundância total das categorias tróficas (A) e da proporção de biomassa (B), em relação a um contínuo longitudinal de tamanho dos igarapés (representado por valores de vazão). 56

CAPÍTULO 2: Relações entre a dieta de peixes e a disponibilidade de presas ao longo de um contínuo longitudinal de igarapés amazônicos

Figura 1. Porcentagem de cobertura do substrato por areia (quadrados) e liteira grossa (triângulos) em igarapés de 1ª a 5ª ordem na Amazônia Central. 76

Figura 2. Presas consumidas por *Hemmiagrammus bellotti* (Characidae) em igarapés de 1ª a 5ª ordem na Amazônia Central. Os valores do eixo y representam a eletividade de cada item; valores positivos indicam preferência e valores negativos indicam evitação. 77

Figura 3. Presas consumidas por *Hyphessobrycon melazonatus* (Characidae) em igarapés de 1ª a 5ª ordem na Amazônia Central. Os valores do eixo y representam a eletividade de cada item; valores positivos indicam preferência e valores negativos indicam evitação. 78

Figura 4. Presas consumidas por *Gymnorhamphichthys rondoni* (Rhamphichthyidae) em igarapés de 1ª a 5ª ordem na Amazônia Central. Os valores do eixo y representam a eletividade de cada item; valores positivos indicam preferência e valores negativos indicam evitação. 79

SUMÁRIO

Agradecimentos	v
Resumo	ix
Abstract	x
Lista de Tabelas	xi
Lista de Figuras	xii
Introdução Geral	1
Objetivos Gerais	7
CAPÍTULO 1: Assembléias de peixes de igarapés ao longo de um contínuo longitudinal na Amazônia Central	8
Introdução	8
Ecologia e história natural de peixes de igarapés amazônicos	11
Material e Métodos	13
Área de estudo: Características regionais, locais e escolha dos pontos de coleta	13
Amostragem da ictiofauna	15
Variáveis ambientais	17
Determinação das Categorias Tróficas Funcionais e estrutura trófica da ictiofauna	19
Análise de dados	19
Resultados	21
Caracterização físico-química dos igarapés	21
Caracterização das assembléias de peixes e categorias tróficas	22
Relações entre a estrutura das assembléias de peixes e as variáveis físico-químicas	22
Distribuição das espécies e categorias tróficas ao longo do contínuo longitudinal de igarapés	23
Discussão	24
Relações entre a estrutura das assembléias de peixes e as variáveis ambientais	24
Caracterização e distribuição das assembléias de peixes e categorias tróficas ao longo do contínuo longitudinal de igarapés	25
Considerações finais e a aplicabilidade do CRC em igarapés amazônicos	30
Agradecimentos	31
Referências	31
CAPÍTULO 2: Relações entre a dieta de peixes e a disponibilidade de presas ao longo de um contínuo longitudinal de igarapés amazônicos	57
Métodos	58
Área de estudo	59
Escolha das espécies de peixes e análise dos recursos alimentares disponíveis	59
Obtenção de amostras de disponibilidade de alimento: macroinvertebrados à deriva e bentônicos	60
Macroinvertebrados a deriva na coluna d'água	60
Macroinvertebrados bentônicos	60

Coleta dos peixes, análise de conteúdo estomacal e análise das relações com a disponibilidade de alimento	61
Análise de dados	61
Resultados	62
Recursos alimentares disponíveis: macroinvertebrados à deriva e em substrato de areia em igarapés de 1ª a 5ª ordem	62
Dieta dos peixes e sua relação com o recurso alimentar disponível	63
Relações entre a vazão, disponibilidade de presas e dieta dos peixes ao longo do contínuo de igarapés	63
Discussão	64
Recursos alimentares disponíveis em igarapés de 1ª a 5ª ordem: macroinvertebrados à deriva e bentônicos	64
Dieta dos peixes e sua relação com os recursos alimentares disponíveis	64
Relações entre vazão, disponibilidade de recursos alimentares e dieta dos peixes ao longo do contínuo de igarapés	66
Considerações finais	67
Agradecimentos	67
Literatura Citada	68
CAPÍTULO 3: História natural de peixes de igarapés amazônicos: estado do conhecimento e estudos de caso	80
Bibliografia citada	84
Apêndice 1 - The almost invisible league: crypsis and association between minute fishes and shrimps as a possible defence against visually hunting predators	87
Apêndice 2 - A chamaeleon characin: the plant-clinging and colour-changing <i>Ammocryptocharax elegans</i> (Characidiinae: Crenuchidae)	94
Apêndice 3 - Fallen leaves on the water-bed: diurnal camouflage of three night active fish species in an Amazonian streamlet	103
Apêndice 4 - Natural history of Amazon fishes	108
Conclusões Gerais	142

INTRODUÇÃO GERAL

Uma das hipóteses predominantes que visa explicar como os sistemas lóticos funcionam é o Conceito do Rio Contínuo (CRC). Este conceito descreve a estrutura e função das comunidades aquáticas ao longo do curso do rio, propondo que a distribuição das espécies acompanha os gradientes abióticos, principalmente em função do processamento de matéria orgânica e por meio de diferentes padrões tróficos, ao longo do gradiente longitudinal (Vannote *et al.*, 1980).

O CRC prediz que as maiores riquezas bióticas serão encontradas em riachos de 3^a a 5^a ordem, onde a variabilidade ambiental pode ser alta, criando um grande número de nichos. Deste modo, em riachos de baixa ordem o número de espécies seria menor e aumentaria no sentido da desembocadura do rio, atingindo o máximo de riqueza em riachos de ordem intermediária, decrescendo novamente após esses (Vannote *et al.*, 1980).

O CRC preconiza que o fluxo de carbono e as mudanças que ocorrem nos grupos funcionais tróficos são provenientes das variações na importância relativa da produção autóctone e alóctone, ao longo do gradiente longitudinal existente da cabeceira à foz. Assim, que em pequenos riachos de floresta e sujeitos a grande sombreamento pela floresta ripária, a produção autóctone é pequena devido à limitação de luz, e por isso os consumidores usam os recursos alóctones vindos da floresta, que são muito abundantes, sendo o sistema heterotrófico (i.e., a produtividade primária bruta é menor que a respiração: $P < R$). À medida que os riachos tornam-se maiores, o sombreamento sobre o canal fica menor e a produção autóctone pode tornar-se um recurso alimentar importante, podendo o sistema se tornar autotrófico ($P > R$). Finalmente, quando se tornam grandes rios, tendem a ser heterotróficos novamente, pois a grande profundidade e turbidez das águas restringem a disponibilidade da luz e, conseqüentemente, a produção autóctone (Vannote *et al.*, 1980).

Em rios e riachos tropicais há uma sucessão linear na predominância dos recursos alimentares utilizados pelos peixes (Lowe-McConnell, 1999). Os riachos sombreados de cabeceira dependem primariamente de alimentos alóctones, sendo os

peixes principalmente generalistas. Nos locais onde os cursos d'água são expostos à incidência de luz solar direta, peixes pastadores (como os bagres loricariídeos) se especializaram no consumo de algas perifíticas. À medida que o riacho se alarga e se aprofunda, os predadores onívoros que se alimentam de invertebrados bentônicos tornam-se mais importantes na ictiofauna. As especializações alimentares parecem crescer em importância, embora possam flutuar sazonalmente (Zaret & Rand, 1971). Nos trechos a jusante, mais próximos à desembocadura, acumulam-se detritos e lodo mole, e estes sustentam organismos especializados em usá-los como alimento (Lowe-McConnell, 1999). Porém, estas informações não foram examinadas adequadamente para os sistemas lóticos amazônicos.

Atualmente o conceito do rio contínuo tem sido utilizado para determinar quais as áreas da bacia de drenagem que requerem mais proteção, ou que apresentam importância especial quanto à conservação biológica (e.g., Mendonça *et al.*, 2005). Estudos têm demonstrado que o CRC é valioso quando usado para determinar o grau de integridade biótica da bacia de drenagem (Carpenter, 2001), uma vez que riachos alterados por impactos da ocupação antrópica não seguem o padrão proposto pelo CRC (Vannote *et al.*, 1980; Delong & Brusven, 1998). Saunders *et al.* (2002) citam que uma das opções para preservação de ambientes dulcícolas é a proteção dos sistemas de cabeceiras dos rios, os quais, segundo o conceito do rio contínuo, são mais vulneráveis a distúrbios resultantes do uso da terra. Isso se deve ao fato dos organismos que habitam esses sistemas dependerem de material orgânico proveniente da mata ripária como fonte de energia primária. Além disso, a vegetação ripária é um dos mais importantes componentes da estabilidade, produção e diversidade ao longo do rio (Hynes, 1970; Vannote *et al.*, 1980; Angermeier & Karr, 1984). Sendo assim, qualquer alteração nas cabeceiras dos rios terá efeitos a jusante, uma vez que estes habitats estão ligados, e a aplicação do modelo do CRC poderá auxiliar na detecção de impactos ao longo das bacias de drenagens.

Na região Neotropical, estudos sobre o funcionamento dos sistemas lóticos ainda são incipientes. Alguns trabalhos abordando o padrão de gradiente longitudinal foram realizados, tendo como modelo os invertebrados aquáticos (Baptista *et al.*, 2001a,b; Melo & Froehlich, 2001). Recentemente, Greathouse & Pringle (2006) testaram o CRC em um riacho numa ilha na Costa Rica, utilizando macroinvertebrados. Os resultados indicaram que, de forma geral, o CRC foi aplicável; porém, como algumas predições do CRC não foram compatíveis, os autores

sugeriram estudos adicionais em diferentes tipos de riachos para se conhecer onde o CRC requer refinamento (Greathouse & Pringle, 2006).

A carência de estudos sobre a organização, estrutura e distribuição das comunidades de peixes, e, principalmente, sobre a biologia e a história natural, dificultam a interpretação e a compreensão do CRC na região Neotropical. A maioria dos modelos atuais que explicam o funcionamento de ecossistemas fluviais se baseou em dados obtidos em rios temperados e subtropicais, especialmente do Hemisfério Norte. A adequação desses modelos às condições encontradas nos trópicos requer, portanto, a avaliação de suas previsões.

A bacia Amazônica é formada por uma diversidade de corpos d'água, não somente grandes rios e lagos, mas também inúmeros pequenos riachos que constituem uma das redes hídricas mais densas do mundo (Junk, 1983). Assim, torna-se necessário avaliar a aplicabilidade do CRC para tal diversidade de ambientes e condições, de modo a permitir uma análise consistente de sua validade para sistemas aquáticos amazônicos, em comparação com o modelo de pulso de inundação (Junk *et al.*, 1989). Entretanto, a maneira mais simples e direta de avaliar a aplicabilidade do CRC para as condições amazônicas consiste em testar as previsões desse modelo para os sistemas de riachos de floresta, conhecidos regionalmente como igarapés.

O enfoque dado à maioria dos trabalhos envolvendo o conceito do rio contínuo tem sido sob a perspectiva de padrão de distribuição longitudinal da biodiversidade (Minshall *et al.*, 1985; Delong & Brusven, 1998; Melo & Froehlich, 2001; Roper & Scarnecchia, 2001). Até o presente momento, não se conhecem estudos publicados abordando simultaneamente aspectos da história natural, uso de recursos e padrões comportamentais de peixes neste contexto.

O estudo do comportamento animal aliado à biologia da conservação tem atualmente recebido muita atenção, sendo comum encontrar várias publicações sobre a importância dos estudos de comportamento para a biologia da conservação (Clemmons & Buchholzs, 1997; Caro, 1998; Sutherland, 1998; Ruiz-Miranda, 2003). O presente estudo visa obter informações sobre a diversidade e o comportamento de peixes de igarapés amazônicos, que poderão ser utilizados para o manejo destes cursos d'água, ainda tão desconhecidos sob vários aspectos e já ameaçados (Bührnheim & Cox Fernandes, 2003).

Neste contexto, para um melhor entendimento, esta tese foi dividida em três capítulos. No capítulo 1, avaliei a estrutura das assembléias de peixes e de suas

categorias tróficas ao longo de um contínuo de igarapés de 1^a a 5^a ordem. Nesse capítulo, testei algumas previsões do CRC, como: o pico máximo de riqueza em igarapés de ordem intermediária; padrões de adição/substituição de espécies e das categorias tróficas; e as mudanças nas características ambientais dos igarapés e seus efeitos na estrutura das assembléias de peixes de igarapés ao longo do contínuo fluvial.

No capítulo 2, analisei a utilização de recursos alimentares por três espécies de peixes que ocorreram ao longo do contínuo longitudinal de igarapés de 1^a a 5^a ordem, em relação à disponibilidade de macroinvertebrados no ambiente. A preferência alimentar desses peixes foi avaliada em relação às mudanças nas dimensões dos igarapés, tendo a vazão como o principal preditor das mudanças estruturais e morfométricas nesses corpos d'água, e a sua influência na disponibilidade do recurso alimentar.

O terceiro e último capítulo é introduzido com um breve histórico dos estudos sobre história natural de peixes de igarapés, e inclui a apresentação de três estudos de casos (no formato de artigos científicos) e um capítulo de uma enciclopédia virtual sobre ciências naturais. Os estudos de caso abordaram interações tróficas, interações predador-presa, além de outros casos mais complexos, como exemplos de mimetismo e táticas de defesa. Por meio destas informações, forneço um panorama geral do estado da arte dos estudos de história natural de peixes de igarapés, contribuindo para uma melhor compreensão destes sistemas.

Bibliografia citada

- Angermeier, P. L.; Karr, J. R. 1984. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *In: Zaret, T. M. (Ed.). Evolutionary ecology of neotropical freshwater fishes.* Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Netherlands.
- Baptista, D. F.; Dorvillé, L. F. M.; Buss, D. F.; Nessimian, J. L. 2001a. Diversity and habitat preference of aquatic insects along the longitudinal gradient of the Macaé River basin, Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 61: 249-258.
- Baptista, D. F.; Dorvillé, L. F. M.; Buss, D. F.; Nessimian, J. L. 2001b. Spatial and temporal organization of aquatic insects assemblages in the longitudinal gradient of a tropical river. *Revista Brasileira de Biologia*, 61: 295-304.

- Bührnheim, C. M.; Cox Fernandes, C. 2003. Structure of fish assemblages in Amazonian rain-forest streams: effects of habitats and locality. *Copeia* 2: 255-262.
- Caro, T. 1998. *Behavioural Ecology and Conservation Biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Carpenter, D. A. 2001. *Testing the river continuum concept: exploring ecological processes in the Wheeling Creek watershed*. Master of Arts in Geography, Univ. West Virginia, Morgantown, West Virginia 57p.
- Clemmons, J. R.; Buchholz, R. (Eds). 1997. *Behavioural approaches to conservation in the Wild*. Cambridge: Cambridge University Press.
- DeLong, M. D.; Brusven, M. A. 1998. Macroinvertebrate community structure along the longitudinal gradient of an agriculturally impacted stream. *Environmental Management*, 22(3): 445-457.
- Greathouse, E. A.; Pringle, C.M. 2006. Does the river continuum concept apply on a tropical island? Longitudinal variation in a Puerto Rican stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63: 134-152.
- Hynes, H. B. N. 1970. *The ecology of running waters*. 3^a ed., Canada. Toronto Press, 555p.
- Junk, W. J.; Bayley P. B.; Sparks R. E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Special Publications of the Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106: 110-127.
- Lowe-McConnell, R. H. 1999. *Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais*. Edusp, São Paulo. 366 pp.
- Melo, A. S; Froehlich, C.G. 2001. Macroinvertebrates in neotropical streams: richness patterns along a catchment and assemblage structure between 2 seasons. *Journal of the North American Benthological Society*, 20(1): 1-16.
- Mendonça, F.P.; Magnusson W.E; Zuanon J. 2005. Relationships between habitat characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. *Copeia*, 4: 750-763.
- Minshall, G. W.; Petersen, R. C. J.; Nimz, C. F. 1985. Species richness in streams of different size from the same drainage basin. *American Naturalist*, 125: 16-38.

- Roper, B.B.; Scarnecchia, D. L. 2001. Patterns of diversity, density, and biomass of ectothermic vertebrates in ten small streams along a North American river continuum. *Northwest Science*, 75(2): 168-175.
- Ruiz-Miranda, C. R.; Grativol, A. D.; Sabatini, V.; Oliveira, C. R.; Faria, G. V.; Morais, M. M. 2003. Etologia e Conservação. 199-210pp. *In: Kleber Del-Claro; Fábio Prezoto (Eds). As distintas faces do comportamento animal*. 276p.
- Saunders, D. L., Meeuwig, J. J.; Vincent, A. C. J. 2002. Freshwater protected areas: strategies for conservation. *Conservation Biology*, 16: 30-41.
- Sutherland, W. J. 1998. The importance of behavioral studies in conservation biology. *Animal behavior*, 56: 801-809.
- Vannote, R. L.; Minshall, G. W.; Cummins, K. W.; Sedell, J. R.; Cushing, C. E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130-137.
- Zaret, T. M.; Rand, A. S. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52(2): 333-342.

OBJETIVOS GERAIS

O presente estudo teve como objetivo analisar características da ecologia, distribuição e história natural das assembleias de peixes de igarapés sob a perspectiva do Conceito do Rio Contínuo (CRC).

Objetivos específicos

- 1- Determinar se o número de espécies de peixes aumenta com o tamanho do igarapé, atingindo o máximo de riqueza e diversidade nos igarapés de 3^a a 5^a ordem, como previsto pelo CRC.
- 2- Avaliar se o número de categorias tróficas acompanha o padrão de aumento de diversidade e adição/substituição de espécies, previstos pelo CRC.
- 3- Verificar o efeito das características abióticas na estrutura das assembleias de peixes ao longo dos igarapés.
- 4- Analisar a utilização de recursos alimentares pelos peixes ao longo de sistemas de igarapés de 1^a a 5^a ordem, em relação à disponibilidade de recursos no ambiente.

Manuscrito a ser submetido para Freshwater Biology

ASSEMBLÉIAS DE PEIXES DE IGARAPÉS AO LONGO DE UM CONTÍNUO LONGITUDINAL NA AMAZÔNIA CENTRAL

Introdução

Entre as hipóteses que tentam explicar como os sistemas lóticos funcionam, as dominantes são: o conceito do rio contínuo (CRC) e o conceito do pulso de inundação (CPI). O CRC (Vannote *et al.*, 1980) foi desenvolvido originalmente por meio de observações em riachos norte-americanos, em bacias com densa cobertura vegetal e ambientalmente íntegras. O conceito descreve a estrutura e função das comunidades aquáticas de forma contínua e previsível ao longo do curso do rio. Este conceito propõe que a distribuição das espécies acompanha os gradientes abióticos, principalmente em função do processamento de matéria orgânica e por meio de diferentes padrões tróficos ao longo do gradiente longitudinal (da cabeceira até a foz). O eixo longitudinal do conceito de contínuo do rio é medido pela ordem do riacho (Strahler, 1957). Neste sentido, um riacho de primeira ordem não têm tributários; e quando dois riachos de primeira ordem se encontram formam um riacho de segunda ordem; quando dois riachos de segunda ordem se encontram formam um de terceira, e assim por diante. Dentro do conceito de contínuo, os riachos de primeira a terceira ordens são considerados pequenos ou nascentes (riachos de cabeceira), os de quarta a sexta ordens são considerados rios de tamanho médio, e aqueles maiores que sexta ordem são considerados grandes rios.

O CRC prediz que as maiores riquezas bióticas serão encontradas em riachos de 3^a a 5^a ordem, onde a variabilidade ambiental pode ser alta, criando um grande número de nichos. Deste modo, em riachos de baixa ordem o número de espécies seria menor e aumentaria no sentido da desembocadura do rio, atingindo o máximo de riqueza em riachos de 3^a a 5^a ordem, decrescendo novamente após esses (Vannote *et al.*, 1980). Roper & Scarnecchia (2001) amostraram a densidade, diversidade e biomassa de peixes e anfíbios de riachos da América do Norte, e verificaram que o padrão progressivo do aumento da diversidade de vertebrados em direção à foz foi consistente com

o conceito do rio contínuo. Entretanto, os dados revelaram que a diversidade em riachos de baixa ordem em locais pouco elevados foi maior do que em riachos de mesma ordem, porém localizados em áreas elevadas (cabeceiras). Isso indica um efeito adicional do gradiente altitudinal (e fatores abióticos associados) sobre a riqueza e diversidade de espécies. Um estudo realizado com peixes elétricos no sistema Solimões-Amazonas por Cox-Fernandes, Podos & Lundberg (2004) revelou que a diversidade de peixes elétricos possui um padrão “nodal”, ou seja, a diversidade de peixes aumenta nas confluências dos tributários. No entanto, diferente do que já havia sido encontrada em outros rios, a diversidade de peixes elétricos nos trechos superior e inferior do rio Amazonas em território brasileiro é basicamente a mesma. Isso sugere que o efeito dos afluentes é local e não se traduz em um aumento da riqueza de espécies no sentido montante-jusante. Se o padrão de diversidade encontrado para Gymnotiformes se mostrar geral para outros grupos de peixes ou táxons, isto implicaria numa exceção ao modelo de organização da comunidade lótica segundo o CRC.

O CRC resultou em duas principais contribuições para o estudo de sistemas de riachos e rios. A primeira, o conceito de recurso em espiral, presume que os recursos não fluem uniformemente ao longo de um contínuo das cabeceiras até a foz dos rios, e sim, são estocados periodicamente em “pacotes biológicos” (i.e., organismos, detritos), sendo estes recursos liberados quando os pacotes são decompostos e podem ser reciclados (Elwood *et al.*, 1983). A segunda contribuição do CRC é o conceito de descontinuidade serial, no qual aponta os efeitos do represamento, como as hidrelétricas nos rios. O represamento causa a descontinuidade das características físicas e biológicas do contínuo longitudinal, o que mudaria as predições do CRC (Ward & Stanford, 1983).

Barrella *et al.* (1999) comentaram que, apesar do conceito ser reconhecido e utilizado nos estudos de sistemas tropicais, este sofre duas limitações básicas: 1) foi desenvolvido para riachos temperados e extrapolado para os rios em geral; e 2) o fato da proposta ter levado em consideração apenas as características geomorfológicas, faltando considerações sobre as variações causadas pela sazonalidade. Essas dificuldades foram as mesmas que levaram ao surgimento do conceito do pulso de inundação, proposto por Junk, Bayley & Sparks (1989). O modelo de pulso considera a interação de fatores hidrológicos e geomorfológicos, produzindo picos sazonais de inundações e secas, com diferentes amplitudes e períodos ao longo das bacias hidrográficas. Esta sazonalidade é considerada pelos autores como a maior força controladora da biota nos rios com planície de inundação. Em adição, devido ao CRC assumir uma estrutura longitudinal para o funcionamento ecológico dos rios, as predições deste modelo consideram somente o canal principal do rio, omitindo águas represadas, pântanos e os lagos de planície de inundação (Johnson, Richardson & Naimo, 1995).

Assim, as predições baseadas no CRC seriam aplicáveis a rios com canais confinados, e não seriam úteis para rios com planícies de inundação, como os rios sul-americanos das bacias do Paraná-Prata e Amazônica (Johnson *et al.*, 1995). Outros autores comentaram que o conceito de contínuo de rio seria menos sensível a certas variáveis, como as características químicas da água e interações bióticas complexas, típicas de riachos tropicais (Angermeier & Karr, 1983). Johnson *et al.* (1995) também mencionam que o CRC tem gerado muitas discussões e guiado muitos estudos sobre o funcionamento dos sistemas lóticos. Algumas condições têm sido identificadas como modificadoras do CRC, tais como, os efeitos locais de um tributário (Bruns *et al.*, 1984; Osborne & Wiley, 1992), rios localizados em desertos ou vales profundos (Minshall, Petersen & Nimz, 1985), ou a escassez de vegetação ripária em riachos de pradarias (Wiley, Osborne & Larimore, 1990).

Junk & Wantzen (2004), comparando os modelos de pulso de inundação e de rio contínuo, comentaram que um dos maiores contrastes é que o CRC foi originalmente desenvolvido com base principalmente nos resultados de riachos de cabeceira da América do Norte, com densa cobertura vegetal, em gradientes íngremes e que fluem entre rios mais ou menos regulados. A hidrologia dos riachos de cabeceira é fortemente influenciada pelas chuvas locais e sua taxa é errática. Inundações de pequenos riachos ocorrem somente em um curto período, e isto é frequentemente alterado pelo manejo dos rios e pela ação antrópica. Entretanto, eventos sazonais de inundação e a dinâmica da planície de inundação receberam pouca ou nenhuma atenção na primeira versão do conceito, embora tenham sido considerados posteriormente (Junk & Wantzen, 2004).

Alguns estudos têm demonstrado que o CRC é valioso quando usado para determinar o grau de integridade biótica da bacia de drenagem (Carpenter, 2001), uma vez que riachos alterados por impactos antrópico não seguem o padrão proposto pelo CRC (Vannote *et al.*, 1980; Delong & Brusven, 1998). Saunders, Meeuwig & Vincent (2002) citam que uma das opções para preservação de ambientes dulcícolas é a proteção dos sistemas de cabeceiras dos rios, os quais, segundo o conceito do rio contínuo são mais vulneráveis a distúrbios resultantes do uso da terra. Isso se deve ao fato dos organismos que habitam esses sistemas dependerem de material orgânico proveniente da mata ripária como fonte de energia primária. Além disso, a vegetação ripária é um dos mais importantes componentes da estabilidade, produção e diversidade ao longo do rio (Hynes, 1970; Vannote *et al.*, 1980; Angermeier & Karr, 1984).

Na região Neotropical, estudos sobre o funcionamento dos sistemas lóticos ainda são incipientes. Alguns trabalhos abordando o padrão de gradiente longitudinal foram realizados, tendo como modelo os invertebrados aquáticos (Baptista *et al.* 2001a; Baptista *et al.*, 2001b; Melo & Froehlich, 2001). Recentemente, Greathouse & Pringle (2006) testaram o CRC em um riacho numa ilha utilizando macroinvertebrados. Os resultados indicaram que, de forma geral, o CRC foi aplicável, porém, como algumas predições do CRC não foram compatíveis, os autores sugeriram

estudos adicionais em diferentes tipos de riachos para se determinar onde o CRC requer refinamento (Greathouse & Pringle, 2006).

A carência de estudos sobre a organização, estrutura e distribuição das comunidades de peixes, e, principalmente, sobre a biologia e a história natural, dificultam a interpretação e a compreensão do CRC na região Neotropical. A maioria dos modelos atuais que explicam o funcionamento de ecossistemas fluviais se baseou em dados obtidos em rios temperados e subtropicais, especialmente do Hemisfério Norte. A adequação desses modelos às condições encontradas nos trópicos requer, portanto, a avaliação de suas predições. A bacia Amazônica é formada por uma diversidade de corpos d'água, não somente grandes rios e lagos, mas também inúmeros pequenos riachos que constituem uma das redes hídricas mais densas do mundo (Junk, 1983). Assim, torna-se necessário avaliar a aplicabilidade do CRC para tal diversidade de ambientes e condições, de modo a permitir uma análise consistente de sua validade para sistemas aquáticos amazônicos, em comparação com o modelo de pulso de inundação. Entretanto, a maneira mais simples e direta de avaliar a aplicabilidade do CRC para as condições amazônicas consiste em testar as predições desse modelo para os sistemas de riachos de floresta, conhecidos regionalmente como igarapés.

Ecologia e história natural de peixes de igarapés amazônicos

Os igarapés são corpos d'água de pequeno porte, caracterizados pelo leito bem delimitado, correnteza moderada, água com temperatura relativamente baixa (entre 23°C e 26°C) e pouco variável ao longo do ano (Santos & Ferreira, 1999). Na Amazônia Central, os igarapés de terra firme, em sua maioria, são pobres em nutrientes e as árvores que se fecham sobre os mesmos impedem que a luz atinja a superfície da água, de forma que macrófitas aquáticas são quase inexistentes (Junk & Furch, 1985; Walker, 1995).

Embora existam alguns trabalhos sobre história natural e ecologia de peixes de igarapés de terra firme na Amazônia Central (e.g. Knöppel, 1970; Silva, 1993; Sabino & Zuanon, 1998; Bührnheim & Cox-Fernandes, 2001; Bojsen & Barriga, 2002; Bührnheim & Cox-Fernandes, 2003; Mendonça, Magnusson & Zuanon, 2005; Anjos, 2005; Zuanon, Bockmann & Sazima, 2006a; Anjos & Zuanon, 2007), são raros os estudos que abordam o tema sob a perspectiva do conceito de rio contínuo. O trabalho de Kemenes (2000), desenvolvido em igarapés de 1ª a 3ª ordem da bacia do rio Jaú, representa uma exceção. Nesse estudo, o tamanho do rio não explicou satisfatoriamente as diferenças observadas na estrutura trófica da ictiofauna; por outro lado, houve uma relação positiva e significativa entre diversidade de substratos, riqueza e diversidade de peixes. Araújo-Lima *et al.* (1999) observaram padrão semelhante de correlação entre diversidade de peixes e de microhabitats

em igarapés de terra firme na região de Manaus, sem efeitos marcantes da ordem (=tamanho) dos igarapés. Nesse caso, é possível que a pequena variação de tamanhos dos igarapés estudados não tenha sido suficiente para abranger a variabilidade esperada segundo o conceito do rio contínuo, o que poderia explicar os resultados obtidos. Todavia, Buhreich & Cox-Fernandes (2003) afirmam que a heterogeneidade de habitats não deve ser o único fator influenciando a estrutura das assembléias de peixes de igarapés de terra firme, e características únicas de certos igarapés podem resultar em diferenças de composição de espécies e abundância de peixes.

Em rios e riachos tropicais presume-se que haja uma sucessão linear na predominância dos recursos alimentares utilizados pelos peixes fluviais (Lowe-McConnell, 1999). Os riachos sombreados de cabeceira dependem primariamente de alimentos de origem alóctone, sendo os peixes principalmente de hábitos alimentares generalistas. Nos locais onde os cursos d'água são expostos à uma maior incidência de luz solar direta, peixes pastadores como bagres loricariídeos se especializaram no consumo de algas. À medida que o riacho se alarga e se aprofunda, os predadores que se alimentam de invertebrados bentônicos tornam-se mais importantes na ictiofauna. As especializações alimentares parecem crescer em importância, embora possam flutuar sazonalmente (e.g. Zaret & Rand, 1971). Nos trechos a jusante, mais próximos à desembocadura, acumulam-se detritos e lodo mole, e estes sustentam organismos especializados em usá-los como alimento (Lowe-McConnell, 1999). Porém, estas informações não foram examinadas adequadamente para os sistemas lóticos amazônicos.

A maior parte das informações disponíveis sobre a ictiofauna amazônica refere-se a grandes rios de planícies inundáveis ou (mais raramente) a pequenos igarapés, com pouquíssimas informações sobre os rios de porte médio. A análise dos dados da estrutura da comunidade de igarapés pode permitir um melhor entendimento dos sistemas de drenagens ao longo do contínuo das bacias estudadas, contribuindo para minimizar a lacuna de informações existente nos trechos intermediários das bacias. Da mesma forma, o estudo de conjuntos mais completos de informações sobre a distribuição de espécies e suas relações tróficas em uma seqüência de igarapés distribuídos ao longo de um contínuo na bacia de drenagem, poderá fornecer subsídios valiosos para a conservação da diversidade da ictiofauna Amazônica.

Neste contexto, no presente estudo foram avaliados os padrões de distribuição das assembléias de peixes de igarapés ao longo de contínuos longitudinais em três bacias de drenagem na Amazônia Central. Os objetivos específicos foram: (i) determinar se a riqueza de espécies de peixes aumenta com o tamanho do igarapé, atingindo o máximo de riqueza e diversidade nos igarapés de 3^a a 5^a ordem, como previsto pelo CRC; (ii) avaliar se o número de categorias tróficas acompanha o padrão de aumento de diversidade e adição/substituição de espécies, previstas pelo

CRC; e (iii) determinar o efeito de variáveis abióticas na estrutura das assembléias de peixes de igarapés ao longo do contínuo de drenagem.

Material e Métodos

Área de estudo: Características regionais, locais e escolha dos pontos de coleta

A bacia Amazônica compreende cinco zonas geológico-ecológicas principais (Goulding, Barthem & Ferreira, 2003). A área de estudo limitou-se à zona conhecida como Amazônia Central, que compreende uma região de planície sedimentar situada próximo à confluência dos rios Solimões e Negro (Goulding *et al.*, 2003). O estudo foi realizado em 15 igarapés de 1^a a 5^a ordem (sensu Strahler, 1957), pertencentes a três bacias hidrográficas: rio Cuieiras (afluente da margem esquerda do rio Negro), rio Preto da Eva e rio Urubu (afluentes da margem esquerda do rio Amazonas) (Fig. 1). Os pontos de coleta nas bacias estudadas foram localizados em áreas não degradadas, com regiões de floresta primária e contínua, sem histórico de uso antrópico recente da terra. Apesar da proximidade das bacias estudadas com o município de Manaus, a ictiofauna destas bacias, assim como suas características geomorfológicas e físicas, são pouco conhecidas.

Com o intuito de caracterizar as três bacias estudadas e os pontos de coleta escolhidos, busquei informações nos estudos do Zoneamento Ecológico e Econômico (Marques, 2005) realizado na área do Distrito Agropecuário da Superintendência da Zona Franca de Manaus – SUFRAMA, coordenado pela Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais/Serviço Geológico do Brasil (CPRM). Utilizei também, dados gerados com diferentes fontes de mensuração, obtidos por modelagem para as três bacias. Um modelo digital de elevação de terreno MDE (SRTM versão 3 do USGS, com resolução espacial de 90 metros) foi usado para gerar dados de altitude, área de drenagem das bacias e a distância de cada ponto mensurada pelo comprimento do curso d'água até a foz (DPF) da bacia (Km).

Dados de desmatamento até 2006 foram gerados pelo INPE no projeto PRODES (www.inpe.br), (resolução de pixel = ~ 90 metros). O mapa “Wetlands mask” foi utilizado para o cálculo da área inundada (Hess *et al.*, 2003). A bacia do rio Cuieiras apresentou uma área de drenagem de 3461,03 Km², com altitude média de 79,84 m (0-169 m), em estado quase que totalmente preservado, com apenas 3,3% de desmatamento e com 6,9% de área inundada. O rio Preto da Eva apresentou uma área de drenagem similar à da bacia do rio Cuieiras, com 3039,69 Km² e com altitude média de 75,61 m (2-163 m). Dentre as bacias selecionadas para este estudo, a do rio Preto da Eva foi a que apresentou a maior porcentagem de desmatamento (16,4%), e sua porcentagem de área de inundação foi de 9,1%. A proximidade da cidade de Rio Preto da Eva ao município de Manaus, torna esta bacia mais susceptível aos impactos dos processos de ocupação urbana. Nessa região também existem fazendas destinadas à produção agropecuária, que foram

desmatadas no final da década de 70 e início dos anos 80. O rio Urubu apresentou a maior área de drenagem (8230,67 Km²) e altitude média de 91,79 m (0-228 m), com uma porcentagem de desmatamento de 10,3% e área de inundação de 6,0%. O Índice de Forma (K), que representa a relação existente entre o perímetro e a área da bacia, foi calculado conforme apresentado em Trancoso (2006). O menor valor possível é 1,0, no caso de bacias circulares. O índice é obtido pela seguinte expressão:

$$K = \frac{P}{2 \cdot \sqrt{\pi \cdot A}}$$

onde: P = Perímetro da bacia e A = Área drenada pela bacia

A bacia do rio Urubu foi a menos circular ($K= 3,4$); as bacias do rio Cuieiras e rio Preto da Eva foram similares ($K=2,8$ e $2,9$, respectivamente), o que indica que a bacia do rio Urubu é a que apresenta o maior contato com a vegetação ripária.

As três bacias estudadas apresentaram homogeneidade nas suas variações climáticas; observadas em decorrência da distribuição espaço-temporal da pluviometria, a qual está intrinsecamente relacionada com outras variáveis meteorológicas como umidade relativa, temperatura, insolação, velocidade e direção de vento (Marques, 2005). A média de precipitação anual no rio Preto da Eva é de 1931- 2815 mm e no rio Urubu de 1631-3918 mm, sendo os meses de março a maio os mais chuvosos (Marques, 2005); o rio Cuieiras não possui uma estação pluviométrica (Sistema de Informações hidrológicas da Agencia Nacional de Águas – Hidroweb, <http://hidroweb.ana.gov.br>).

Com base nos dados gerados pelo inventário RADAMBRASIL (1978), foram classificados os tipos de vegetação de cada bacia. A bacia do rio Cuieiras, rio Preto da Eva e rio Urubu apresentaram como vegetação predominante, a floresta ombrófila densa de terras baixas com dossel emergente (85,4%, 76,5% e 62,3%, respectivamente). A bacia do rio Urubu apresentou uma maior variedade de tipos de vegetação, com áreas relevantes de floresta ombrófila densa submontana de dossel emergente (19,2%) e de campinarana (3,3%).

Neste estudo, a classificação da ordem dos igarapés foi tradicionalmente usada para facilitar e orientar a abordagem e localização dos pontos, sendo, utilizada a escala de Horton, modificada por Strahler (1957). Entretanto, no presente estudo as análises realizadas levaram em conta variáveis contínuas das dimensões de tamanho dos igarapés.

Os igarapés de tamanho médio (4^a a 5^a ordens) do rio Cuieiras foram amostrados na área do Parque Estadual do Rio Negro (PAREST) - Setor Sul, sendo o igarapé de 5^a ordem conhecido como rio Branquinho o limite leste do PAREST Setor Sul (Goulding *et al.*, 2003). Na bacia do Rio Preto

da Eva os igarapés de 4ª e 5ª ordens foram amostrados a jusante do município de mesmo nome. Na bacia do Rio Urubu os igarapés de 4ª e 5ª ordens se localizaram a jusante do município de Presidente Figueiredo. O comportamento hidrológico dos segmentos amostrados é similar nas três bacias, com os picos de vazão ocorrendo no mês de maio, correspondendo ao período da cheia (Marques, 2005). O desenho experimental levou em consideração a posição dos igarapés de 4ª ordem, para que estes fossem comparáveis. Assim, foram selecionados igarapés situados em áreas de planície sujeitas (indiretamente) aos efeitos da inundação sazonal dos rios de 5ª ordem aos quais estão conectados. Também usei uma distância arbitrária de aproximadamente 2 km da confluência do igarapé de 4ª ordem com o de 5ª ordem, para evitar um possível efeito direto da mistura dessas faunas. Os igarapés de tamanho médio (4ª e 5ª ordens) do presente estudo possuem um comportamento hidrológico diferenciado dos igarapés de cabeceiras (1ª a 3ª ordem), com grande amplitude de variação do nível d'água e picos de vazão de longa duração (~ 30 dias) e com uma frequência monomodal (Marques, 2005) (Fig. 1 e Tabela 1).

Originalmente, o desenho experimental foi concebido para amostrar os cinco pontos em trechos equivalentes nas três bacias. Infelizmente, não foi possível alcançar este objetivo, devido a dificuldades logísticas para acesso aos locais previamente selecionados nos mapas. Esta situação impossibilitou que os pontos de cabeceiras ficassem posicionados a montante dos pontos de 4ª e 5ª ordens na Bacia do Rio Urubu (Fig. 1).

Amostragem da ictiofauna

O período hidrológico no qual as coletas foram realizadas foi classificado com base nos dados de monitoramento de vazão das bacias amostradas (Marques, 2005). Em função dos objetivos propostos para este trabalho, as amostragens foram feitas em um único período, o de vazante, quando os corpos d'água encontram-se confinados aos seus canais principais. Sendo assim, as assembléias de peixes foram amostradas durante os meses de junho e julho de 2005 nas cabeceiras (1ª a 3ª ordem), e nos igarapés de tamanho médio (4ª e 5ª ordens) as coletas foram realizadas durante os meses de junho a agosto de 2006. As coletas das cabeceiras e dos igarapés de tamanho médio não foram consecutivas devido à vazante intensa e atípica de 2005 (Fearnside, 2006). Além disso, por razões logísticas, os igarapés da bacia de drenagem do Rio Cuieiras foram amostrados no mês de fevereiro de 2007, no início da cheia. Entretanto, neste período o nível da água foi similar ao período de vazante, o que minimizou a possibilidade de ocorrência de variações importantes na eficiência de captura entre os locais de coleta.

O tamanho da unidade amostral baseou-se em um estudo realizado nas cabeceiras das bacias dos rios Cuieiras, Preto da Eva e Urubu nas áreas das reservas do PDBFF, por Anjos & Zuanon (2007). Os autores deste estudo avaliaram o tamanho amostral mínimo capaz de gerar estimativas

seguras de riqueza. Concluíram que trechos de aproximadamente 200 metros de extensão foram satisfatórios para mensurar a riqueza e poderiam ser utilizados como tamanho mínimo amostral em estudos de ecologia de peixes de igarapés de cabeceira na Amazônia Central. O posicionamento do trecho de amostragem neste estudo levou em consideração a captação da maior variação de micro-habitats e a frequência dos meandros, que diminui das cabeceiras para os trechos médios. Deste modo, com o intuito de amostrar efetivamente a heterogeneidade de micro-habitats (remansos e corredeiras), os trechos de amostragem sempre foram posicionados no trecho médio de cada igarapé, com início a partir de um meandro.

Com o objetivo de calibrar o esforço de coleta, para que este fosse proporcional ao aumento do tamanho dos igarapés (largura/profundidade/vazão) ao longo das bacias de drenagens, foram utilizadas técnicas de captura diferenciadas e complementares. O emprego de diferentes técnicas de captura em função do tamanho (largura/profundidade) do corpo d'água amostrado é uma prática usual em estudos que determinam padrões na estrutura das assembléias de peixes ao longo de gradientes ambientais (e.g. Mendonça *et al.*, 2005; Ibanez *et al.*, 2007).

Foram amostrados segmentos de 200 m nas bacias do rio Cuieiras, Rio Preto da Eva e Rio Urubu. As amostragens ocorreram em igarapés de 1ª a 5ª ordem, sendo um igarapé de cada ordem por bacia, totalizando 15 amostras. Os igarapés de 1ª e 2ª ordens tiveram o trecho de amostragem previamente bloqueado com uso de redes de malha fina (5 mm), antes da coleta ativa no sentido montante. Nos igarapés a partir de 3ª ordem, em função do grande volume de água e maior velocidade da correnteza, o bloqueio do segmento foi impossibilitado.

Nos igarapés de 1ª ordem, devido à sua pequena profundidade, a coleta ativa com puçá e peneira foi o principal método de coleta, complementado pela utilização de 12 armadilhas do tipo covo, confeccionados com garrafas pet de 2 litros. Nos igarapés de 2ª ordem, foram utilizadas, além da coleta ativa com puçás e peneiras e dos 12 covos, 8 armadilhas tipo fykenet, e foram feitos arrastos com redes de malha fina (3 mm). Para os igarapés de 3ª e 4ª ordens, além dos apetrechos de coleta utilizados nos de 2ª ordem, foi adicionado um conjunto de cinco malhadeiras (malhas de 30, 40, 50, 70 e 90 mm entre nós opostos, com 10 m de comprimento e 1,5 m de altura). As armadilhas (fykenet, covos e malhadeiras) foram colocadas no crepúsculo vespertino ao longo dos igarapés e permaneceram nos locais por um período de aproximadamente 15 horas (16:00h às 07:00h). Nos igarapés de 5ª ordem além do conjunto completo de aparelhos de pesca utilizados nos demais igarapés, foram adicionadas mais quatro malhadeiras (com malhas 100, 110, 120 e 140 mm) pelo mesmo período de tempo. O esforço de coleta ativa (puçás, peneiras e arrastos com rede) para cada segmento foi padronizado. A amostragem foi efetuada por três coletores durante um período aproximado de 1h e 30 min nos igarapés de 1ª a 3ª ordem; nos igarapés de 4ª a 5ª ordem, a coleta limitou-se a uma margem por aproximadamente 3 h de coleta.

Gymnotiformes geram campos elétricos de baixa frequência, sendo assim possíveis de serem localizados durante uma varredura realizada no leito dos igarapés utilizando um detector de pulsos elétricos. O aparelho compreende um amplificador e um alto-falante conectado a um eletrodo com os polos dispostos no final de um cabo, o qual é imerso na água. Durante as coletas foram realizadas varreduras ao longo dos trechos completos dos igarapés de 1ª a 3ª ordem. Em virtude de dificuldades no deslocamento nos segmentos de 4ª e 5ª ordens, as varreduras foram realizadas em apenas uma das margens. Após a detecção sonora, puçás e peneiras foram utilizados para captura dos peixes localizados.

Os peixes coletados foram sacrificados com uma dose letal de anestésico (Eugenol, cf. American Veterinary Medical Association, 2001). Após este procedimento, foram fixados com formalina 10% e posteriormente acondicionados em álcool 70%. No laboratório os peixes coletados foram identificados com uso de chaves dicotômicas, literatura especializada e auxílio de especialistas de diversas instituições. Após a identificação, os peixes foram contados e pesados (peso úmido). Espécimes testemunho foram depositados na Coleção de Peixes do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.

Variáveis ambientais

Dentro dos segmentos de 200 m nos igarapés de 1ª a 4ª ordem, as seguintes variáveis foram medidas a cada 25 m, com início no ponto zero: largura do canal, profundidade, velocidade da correnteza e abertura do dossel sobre o leito do igarapé, totalizando nove medidas por segmento. Devido à maior homogeneidade estrutural nos segmentos de 200 m de igarapés de 5ª ordem (L.N. Carvalho, obs. pessoal), foram tomadas medidas das variáveis ambientais a cada 50 m, totalizando cinco medidas por segmento. Medidas de temperatura da água, oxigênio dissolvido, pH, condutividade e presença de compostos húmicos na água foram mensuradas apenas uma vez por segmento.

A largura do canal (m) foi calculada a partir da média das medidas equidistantes ao longo dos trechos de 200 m. A profundidade média do canal (m) e profundidade máxima média (m) foram calculadas a partir de sondagens verticais, sendo nove sondagens em cada ponto de amostragem (resultantes da divisão proporcional da largura por 10, excluindo o ponto zero da margem). Nos igarapés de 1ª a 3ª ordem as sondagens verticais foram realizadas com um bastão graduado; nos segmentos de 4ª e 5ª ordens, devido à maior profundidade, utilizou-se um sonar (modelo Garmin Fishfinder 80).

A velocidade superficial da corrente (m/s) foi estimada em três pontos dispostos no centro do canal, pela razão entre a distância percorrida (m) por um flutuador (bóia) e o tempo (s) decorrido

para percorrê-la, sendo os valores expressos como médias. Para que os valores de velocidade média não fossem superestimados, estes foram multiplicados por 0,85, que corresponde à variação entre a velocidade média e a superficial (Neves, 1974).

A vazão instantânea média (m^3/s) foi obtida relacionando-se velocidade média, largura e profundidade, pela fórmula:

$$Q = A \cdot V_m$$

onde Q = vazão; V_m = velocidade média da corrente; A = área média na secção transversal do curso de água.

Para o cálculo da área média da secção, foram utilizadas as áreas das nove sub-secções medidas em cada ponto de medida, pela fórmula:

$$A_t = \sum_i^n A_n$$

onde A_t = área do transecto, dada pela somatória de $[(Z_1+Z_2)/2].l + [(Z_2+Z_3)/2].l + \dots [(Z_n+Z_{n+1})/2].l$ onde, Z_n = profundidade medida em cada segmento; l = largura de cada segmento.

A temperatura ($^{\circ}C$) e o oxigênio dissolvido (mg/l) foram determinados na camada sub-superficial com termômetro/oxímetro portátil (Yellow Springs Ints., modelo 58). O potencial hidrogeniônico (pH) e condutividade ($\mu S \cdot cm^{-1}$) foram determinados com potenciômetro/condutivímetro portátil (Aqua-CheckTM Water Analyzer Operator, O.I. Analytical).

A cobertura vegetal foi avaliada por meio de medidas da abertura média do dossel (%) sobre o leito dos igarapés, obtidas por meio de fotografias digitais tomadas nos locais de coleta. As imagens foram obtidas com a câmera posicionada no meio do canal do igarapé, em nove pontos equidistantes ao longo do segmento. Utilizando editores de imagens (GIMP 2.2), tais fotografias foram convertidas em imagens monocromáticas (“preto e branco”), e através da proporção entre as áreas com vegetação (em preto nas imagens) e as áreas de luz incidente (em branco), foi quantificada a abertura do dossel (expressa em porcentagem).

O tipo de substrato no leito dos igarapés foi classificado em dez categorias e determinado a partir de sondagens de secções transversais ao eixo de igarapé, no momento da tomada das medidas de profundidade, e quantificado por frequência de ocorrência. Os fragmentos de minerais ou de rochas foram classificados de acordo com a escala de granulometria de Wentworth (1922). Sendo assim, os substratos foram agrupados em: seixo (partículas com diâmetro entre 64 a 16 mm), areia (2 a 0,6 mm), argila (<0,6) e laje (afloramento rochoso plano de grande extensão horizontal e pequena espessura). O material orgânico muito fino, fracamente assentado sobre o substrato, foi classificado como sedimento fino. Os substratos compostos por material orgânico foram classificados em: tronco (madeiras com diâmetro acima de 10 cm), liteira grossa (folhas e pequenos galhos), liteira fina (fragmentos de folhas e outros resíduos orgânicos), raiz (emaranhado de raízes provenientes da vegetação marginal) e herbáceas aquáticas (parcialmente ou totalmente submersas

na margem ou canal dos igarapés, incluindo *Thurnia sphaerocephala* (Thurniaceae) e Cyperaceae - modificado de Mendonça *et al.*, 2005).

A quantidade de compostos húmicos presentes em 300 ml de água foi medida em laboratório por meio de leituras da absorbância a 400 nm (comprimento de onda aproximado de compostos avermelhados) em espectrofotômetro (modelo Femto - 700S), a partir de amostras de água obtidas em cada local de amostragem (cf. Mendonça *et al.*, 2005).

Determinação das Categorias Tróficas Funcionais e estrutura trófica da ictiofauna

A determinação da estrutura trófica da ictiofauna foi feita pelo estudo da dieta alimentar de indivíduos adultos. Foram examinados, quando possível, 10 conteúdos estomacais para cada espécie. Foram utilizados dois métodos para a análise do conteúdo estomacal: Frequência de Ocorrência dos itens alimentares (nº de vezes que o item ocorreu, em relação ao total de estômagos com alimento - %) e Volume Relativo dos itens alimentares (volume do item em relação ao volume total de alimento nos estômagos - %) (Hyslop, 1980). Posteriormente, as espécies foram classificadas em categorias tróficas definidas a partir dos itens com participação relativa igual ou superior a 60% (Hyslop, 1980). De acordo com as análises de dieta, foram designadas 10 categorias tróficas: carnívoros (dieta composta em pelo menos 60% de matéria de origem animal, sem predominância de nenhum grupo específico), detritívoros (dieta $\geq 60\%$ de matéria orgânica finamente particulada e microrganismos a ela associados, além de partículas de origem inorgânica), insetívoros alóctones (dieta $\geq 60\%$ insetos terrestres), insetívoros autóctones (dieta $\geq 60\%$ insetos aquáticos), insetívoros generalistas (dieta $\geq 60\%$ insetos, sem predominância quanto à origem), invertívoros (dieta $\geq 60\%$ de macroinvertebrados, principalmente ácaros e aranhas), perifitívoros (dieta $\geq 60\%$ perifiton), piscívoros (dieta $\geq 60\%$ peixe), onívoros (dieta composta por alimentos de origem animal e vegetal, sem predominância de nenhum deles) e zooplactívoros (dieta $\geq 60\%$ zooplâncton).

A dieta das espécies com menos de três indivíduos coletados foi baseada em dados da literatura (Goulding & Carvalho, 1984; Anjos, 2005; Lima *et al.*, 2005; Zuanon *et al.*, 2006a; Zuanon, Carvalho & Sazima, 2006b; Lacerda, 2007) e do banco de dados eletrônico do projeto Fishbase (www.fishbase.com.br).

Análise de dados

Em função do elevado número de espécies coletadas no presente estudo, as análises sobre a composição das comunidades de peixes foram realizadas por meio de técnicas de estatística multivariada. Os pontos de coleta foram ordenados com base na variação da composição ictiofaunística por meio de um Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS).

Ordenações foram realizadas considerando-se informações quantitativas (dados de abundância e biomassa) e qualitativas (dados de presença/ausência) das espécies e das categorias tróficas. Dados quantitativos revelam padrões baseados nas espécies mais comuns, que tendem a possuir grandes diferenças de abundância entre locais, ou no caso de biomassa em espécies maiores ou mais numerosas. Dados de presença/ausência tendem a dar mais peso para espécies pouco comuns, uma vez que espécies comuns contribuem pouco para a análise de diferenças qualitativas entre os locais de amostragem.

Para decidir em quantas dimensões as amostras deveriam ser sumarizadas, foram comparados os valores de r^2 obtidos por análises de regressão linear entre os valores originais da matriz de dissimilaridade, com aqueles obtidos em uma, duas ou três dimensões. Os resultados deste procedimento determinaram ordenações ótimas em duas dimensões, tanto para os dados faunísticos (presença e ausência [$r^2 = 0,78$], abundância [$r^2 = 0,71$] e biomassa [$r^2 = 0,76$]), como para as categorias tróficas (presença e ausência [$r^2 = 0,80$], abundância [$r^2 = 0,97$] e biomassa [$r^2 = 0,94$]). A matriz de dissimilaridade utilizada na ordenação com os dados quantitativos foi construída utilizando o índice de Bray-Curtis, com os pontos de coleta previamente transformados pelo método de divisão pela soma. O índice de Bray-Curtis, quando usado com dados de presença-ausência, é equivalente ao índice de Sørensen (Legendre & Legendre 1998). Esta combinação de transformação, medidas de distância e técnicas de ordenação constitui uma forma eficiente de descrever gradientes ecológicos baseados em dados de ocorrência de espécies (Kenkel & Orlóci, 1986; Faith *et al.*, 1987; Minchin, 1987).

Espécies de ocorrências únicas (61) foram excluídas das ordenações de composição faunística, pois contribuem muito pouco para a detecção de padrões de similaridade, e também por poderem ser percebidas como pontos soltos (“outliers”) nas ordenações (Gauch, 1982). Nas análises com as categorias tróficas foram utilizadas todas as ocorrências.

As variáveis ambientais (valores médios de largura, profundidade, velocidade da corrente, vazão, abertura do dossel, e de oxigênio dissolvido, temperatura, condutividade, pH e ácidos húmicos), e a frequência de tipos de substrato (areia, argila, laje, liteira grossa, liteira fina, macrófita, raiz, seixo, sedimento fino, tronco) foram submetidas a análises de correlação de Pearson para identificar possíveis casos de colinearidade (Tabela 2). Seis variáveis ambientais correlacionadas foram agrupadas e uma variável foi usada para representar cada um dos grupos. Além da retirada das variáveis correlacionadas, as variáveis que não estavam diretamente relacionadas ao contexto da teoria do rio contínuo (tronco, velocidade da corrente, argila, seixo e raiz), ou que não apresentaram variação conspícua (temperatura) ao longo do gradiente longitudinal também foram excluídas. Finalmente, apesar do substrato areia estar correlacionada com liteira nas

amostras, ambos foram mantidos para as análises por abrigarem faunas distintas (q.v. Zuanon *et al.*, 2006a).

As variáveis selecionadas foram então submetidas a uma Análise de Componentes Principais (PCA), e os dois eixos resultantes contendo a maior parte da variação foram utilizados como variáveis independentes nos testes inferenciais das relações entre composição de espécies e características ambientais.

As relações entre as variáveis independentes e os dados de composição de espécies e das categorias tróficas, expressos pelas dimensões 1 e 2 do NMDS, foram investigadas por regressões múltiplas multivariadas. Para determinar a significância das análises inferenciais, a estatística Pillai Trace foi utilizada em função de sua robustez (Zar, 1999). Dados absolutos de abundância, biomassa e riqueza de espécies e a riqueza de categorias tróficas por ponto de coleta foram analisados em função do gradiente contínuo de tamanho (vazão) por meio de regressões simples. Os dados referentes à vazão foram transformados (log base 10), devido às diferenças de ordem de grandeza entre os igarapés (Ferreira, 1997).

Para a realização do NMDS foi utilizado o programa estatístico R (R Development Core Team, 2007). A Análise de Componentes Principais e as regressões foram realizadas com uso do programa SYSTAT 8.0 (Wilkinson, 1998). As análises inferenciais foram consideradas significativas com valores de $p \leq 0,05$.

Resultados

Caracterização físico-química dos igarapés

Os igarapés estudados ao longo de três contínuos longitudinais na Amazônia Central apresentaram uma grande variação de suas dimensões, com largura média variando de 1,33 a 37,8 m e a profundidade média de 0,12 a 4,32 m. Os igarapés possuíram uma forte influência da floresta adjacente até os pontos localizados em 4ª ordem. Nos igarapés de 5ª ordem verificou-se um aumento abrupto na abertura do dossel (Tabela 3). A maior parte de seus leitos foram cobertos predominantemente por areia (48,75%) e bancos de liteira grossa (21,36%). Adicionalmente ocorreu uma tendência de aumento do substrato areia e um declínio de liteira com o aumento do tamanho dos igarapés (Tabela 3). A velocidade da corrente variou entre 0,15 e 0,55 m/s. A vazão média oscilou de 0,03 a 63,22 m³/s, e, junto com a abertura média do dossel, foram as variáveis que sofreram expressivas mudanças aumentando abruptamente entre 4ª e 5ª ordens (Tabela 3). Os igarapés de 4ª e 5ª ordens do rio Urubu apresentaram valores de vazão que destoaram dos demais igarapés de mesma ordem. Este resultado deve-se provavelmente a sua posição; uma área de cabeceira com maior altitude (veja mapa Fig. 1 e Tabela 1).

Os parâmetros físico-químicos da água apresentaram menor variação ao longo do contínuo de tamanho dos igarapés. As águas foram ácidas, com valores de pH entre 4,21 e 5,2, com baixa concentração de íons dissolvidos (7,09-12,8) e bem oxigenadas, possuindo teores de oxigênio dissolvido entre 4,21 e 7,8 mg/l. Os valores de temperatura foram pouco variáveis (24,3-28,1).

Caracterização das assembléias de peixes e categorias tróficas

A ictiofauna amostrada em igarapés de 1ª a 5ª ordem foi representada principalmente por peixes de pequeno porte. Foram coletados 3.416 exemplares, pertencentes a 147 espécies, seis ordens e 30 famílias (Tabela 4 e 5). Houve um grande número de espécies com ocorrência única (n=61, ou 41,5% do total). A família Characidae foi a mais abundante com 36 espécies (25%), seguida por Cichlidae (n=15, 10,2%), Crenuchidae (n=12, 8%), Loricariidae (n=11, 7,5%), Hypopomidae (n=10, 6,8%), e Lebiasinidae e Heptapteridae (n=8, 5,5% cada). As espécies remanescentes (n=100, 31%) pertenceram a 23 famílias. Em relação às espécies, as mais representativas em abundância foram *Hemigrammus bellotti* (n=424, 12,41%), *Bryconops inpai* (n=298, 8,72%), *Hyphessobrycon agulha* (n=271, 7,90%), *Pyrrhulina brevis* (n=287, 8,40%) e *Hyphessobrycon melazonatus* (n= 122, 3,57%) que, juntas, representaram 41,0% da abundância total.

A biomassa total de peixes capturados somou 10.971,20 g. As famílias Erythrinidae (35,65%), Auchenipteridae (15,8%) e Characidae (16,21%), juntas, somaram 67,66% de toda biomassa. Em relação às espécies, as mais representativas em biomassa foram *Hoplias malabaricus* (32,41%), *Ageneiosus polystictus* (6,38%), *Erythrinus erythrinus* (4,72%), *Leporinus klausewitzii* (4,61%) e *Acestrorhynchus falcistrostris* (4,55%), que, juntas, representaram 52,67% da biomassa total.

A categoria trófica que apresentou a maior riqueza de espécies e famílias foi o dos insetívoros autóctones com 53 espécies e 11 famílias, seguida dos carnívoros com 19 e 9, respectivamente. A categoria trófica que abrigou a maior abundância de exemplares coletados foi a dos insetívoros alóctones, com 1567 exemplares (45,87%), representada por quatro famílias, sendo as mais abundantes, Characidae (1199) e Lebiasinidae (319). O grupo dos insetívoros autoctónes foi o segundo mais abundante, com 932 exemplares (27,28%), sendo as famílias mais abundantes Crenuchidae (304), Heptapteridae (202) e Hypopomidae (124) (Tabela 4). As categorias tróficas de maior biomassa (g), que corresponderam a 84,01% da biomassa total, foram os piscívoros com 5.367,46 g (48,92%), carnívoros com 2.340,02 g (21,32%) e onívoros com 1.511,02 g (13,77%).

Relações entre a estrutura das assembléias de peixes e as variáveis físico-químicas

Os dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) a partir dos dados de características físicas e limnológicas dos igarapés explicaram 64,92% da variância total (Tabela 6).

O primeiro eixo da PCA representou 38,09% da variância explicada, sendo que a vazão, areia, concentração de ácidos húmicos, liteira fina e liteira grossa foram as variáveis que mais contribuíram para a formação do eixo (valores superiores a 0,6). O segundo eixo representou 26,83% da variância e foi influenciado principalmente pela condutividade e pelo substrato areia.

A composição da ictiofauna (espécies e categorias tróficas) foi representada por duas dimensões de NMDS, que explicaram grande parte da variação dos dados, tanto quantitativa quanto qualitativamente. A composição das espécies baseada em dados de presença-ausência foi significativamente relacionada com as características ambientais representadas pelo primeiro eixo da PCA (Pillai Trace = 0,72; $F_{2,11} = 14,13$; $P = 0,001$), mas não com o segundo (Pillai Trace = 0,24; $F_{2,11} = 1,78$; $P = 0,213$). Para os dados de abundância das espécies, a ordenação do NMDS também foi significativamente relacionada com o primeiro eixo da PCA (Pillai Trace = 0,74; $F_{2,11} = 16,01$; $P = 0,001$), mas não com o segundo (Pillai Trace = 0,11; $F_{2,11} = 0,69$; $P = 0,518$). A composição em biomassa foi relacionada tanto com o primeiro eixo (Pillai Trace = 0,51; $F_{2,11} = 5,9$; $P = 0,018$), quanto com o segundo (Pillai Trace = 0,44; $F_{2,11} = 4,38$; $P = 0,040$) da PCA.

Em relação às categorias tróficas, as regressões múltiplas multivariadas indicaram que as ordenações para dados de presença-ausência foram significativamente relacionadas com o primeiro eixo da PCA (Pillai Trace = 0,64; $F_{2,11} = 9,98$; $P = 0,003$), mas não com o segundo (Pillai Trace = 0,08; $F_{2,11} = 0,52$; $P = 0,60$). Para os dados de abundância, a ordenação do NMDS não foi significativamente relacionada com o primeiro eixo da PCA (Pillai Trace = 0,11; $F_{2,11} = 0,72$; $P = 0,508$), nem com o segundo (Pillai Trace = 0,18; $F_{2,11} = 1,25$; $P = 0,323$). A biomassa também não foi relacionada nem com o primeiro eixo (Pillai Trace = 0,35; $F_{2,11} = 2,9$; $P = 0,092$), nem com o segundo (Pillai Trace = 0,01; $F_{2,11} = 0,10$; $P = 0,901$).

O tamanho dos igarapés, representado pelos dados de vazão, explicou significativamente as variações nos valores de riqueza de espécies ($r^2 = 0,311$, $P = 0,031$), do número de categorias tróficas ($r^2 = 0,742$, $P < 0,001$) e da biomassa total ($r^2 = 0,412$, $P = 0,010$), mas não da abundância total de peixes ($r^2 = 0,001$, $P = 0,929$) (Fig. 2).

Distribuição das espécies e categorias tróficas ao longo do contínuo longitudinal de igarapés

Para relacionar a distribuição das espécies ao longo do contínuo longitudinal de tamanho e fatores associados, a abundância relativa das espécies foi plotada contra os dados de vazão. Houve um claro padrão de adição e substituição de espécies ao longo do contínuo de tamanho dos igarapés (correlato da vazão), com poucas espécies ocorrendo em todo o contínuo (Fig. 3). Apenas seis espécies ocorreram ao longo de todo o contínuo, *Hemigrammus bellotti*, *Hyphessobrycon agulha*, *H. melazonatus* (Characidae), *Helogenes marmoratus* (Cetopsidae), *Nannostomus marginatus* (Lebiasinidae) e *Nemuroglanis pauciradiatus* (Heptapteridae). Os siluriformes *Acestridium discus*,

Parotocinclus longirostris e *Imparfinis pristos*, os gymnotiformes *Eigenmannia* aff. *trilineata*, *Hypopygus lepturus*, *Steatogenys duidae* e *Sternopygus macrurus* não ocorreram em igarapés de 1ª ordem, mas estiveram presentes ao longo dos igarapés de 2ª a 5ª ordem.

As categorias tróficas também apresentaram padrão de adição ao longo do gradiente de vazão (Fig. 4a). Carnívoros, insetívoros autóctones e insetívoros generalistas ocorreram ao longo de todo o gradiente (Fig. 4a). O grupo dos insetívoros alóctones foi mais abundante em igarapés de cabeceiras, com baixos valores de vazão (Fig. 4a). Os detritívoros e os invertívoros surgiram a partir dos igarapés com vazão equivalente a igarapés de 4ª ordem, já grupos que se alimentam de zooplâncton apareceram no final do gradiente de vazão, nos igarapés de 5ª ordem (Fig. 4a). Os piscívoros aparecem consistentemente em igarapés a partir de valores de vazão equivalentes a igarapés de 3ª ordem, sendo que sua representatividade nos igarapés de 1ª ordem foi um indivíduo juvenil de *Hoplías malabaricus* (Fig. 3).

A proporção de biomassa dos peixes sustentados por insetos aquáticos autóctones, e de grupos de peixes que se alimentam de insetos de um modo geral, parece apresentar uma tendência à diminuição em igarapés maiores (Fig. 4b). Os insetívoros alóctones tiveram uma importância maior em igarapés de cabeceiras e nos de maiores vazão (Fig. 4b). Os piscívoros, invertívoros, carnívoros, onívoros e zooplancívoros apresentam uma contribuição de biomassa importante a partir de igarapés com maior vazão, equivalentes a 5ª ordem (Fig. 4b).

Discussão

Relações entre a estrutura das assembléias de peixes e as variáveis ambientais

A maior força geradora de variabilidade ambiental (em frequência ou magnitude) nos ecossistemas de riachos é a flutuação do fluxo d'água (Jackson, Peres-Neto & Olden, 2001). Mudanças nas características do fluxo da água (e.g. vazão) alteram o habitat fisicamente, influenciando a composição e estabilidade da comunidade de peixes (Grossman *et al.*, 1998).

Parâmetros da composição das assembléias de peixes neste estudo (abundância, biomassa) foram relacionados principalmente com a vazão, bem como com os substratos liteira fina, liteira grossa e areia. Os tipos de substratos presentes nos igarapés são moldados pela vazão: nas cabeceiras, a baixa vazão permite que o leito dos igarapés seja coberto por liteira, enquanto que nos igarapés com uma maior vazão, o leito é principalmente formado por areia. É importante salientar que existe uma fauna característica de liteira (Henderson & Walker, 1986, 1990; L.N. Carvalho, observações pessoais) e uma fauna de peixes associados à areia (Zuanon *et al.*, 2006a).

Diferenças entre os tipos de substratos implicam que a geomorfologia local com a concomitante influência dos parâmetros ambientais (vazão), influenciaram a composição das

categorias tróficas. A composição das categorias tróficas não variou de forma linear: alguns grupos estão presentes ao longo de todo o contínuo, enquanto outros aparecem apenas nos igarapés maiores. Ou seja, há uma descontinuidade na composição das categorias tróficas, esta descontinuidade pode ter sido um reflexo da diminuição da cobertura do dossel nos igarapés de 4ª para 5ª ordem. A ausência de relação entre as variáveis ambientais e a biomassa e abundância das categorias tróficas pode ter sido uma consequência de artefato amostral. O método de coleta utilizado pode não ter sido efetivo para avaliar a ictiofauna quantitativamente dentro do sistema.

Caracterização e distribuição das assembléias de peixes e categorias tróficas ao longo do contínuo longitudinal de igarapés

A ictiofauna amostrada em igarapés de 1ª a 5ª ordem foi representada principalmente por peixes de pequeno porte. A redução do tamanho do corpo (=miniaturização; Weitzman & Vari, 1988) parece ser uma característica comum entre peixes que habitam ambientes com recursos limitados. De fato, uma das poucas características comuns de peixes de riachos no Brasil é o pequeno tamanho dos adultos de muitas espécies (até 15 cm de comprimento padrão; Castro, 1999). Esta condição também é observada em corpos d'água da bacia do rio Negro, onde os nutrientes e os recursos são escassos (Goulding, Carvalho & Ferreira, 1988).

No presente estudo a proporção de biomassa de onívoros e detritívoros aumentou com o tamanho dos igarapés, e houve um declínio da biomassa de peixes que são sustentados por insetos alóctones, provenientes da floresta marginal. Além disso, ocorreram novas categorias tróficas nos igarapés maiores, como os invertívoros e zooplactívoros. De acordo com Vannote *et al.* (1980), as variações na disponibilidade de recursos ao longo do contínuo longitudinal explicam estes padrões. Estudos realizados sobre a ictiofauna de pequenos riachos tropicais têm demonstrado que estes peixes são muito dependentes, em termos tróficos, do material alóctone advindo da floresta adjacente (Sabino & Castro, 1990; Uieda *et al.*, 1997; Sabino & Zuanon, 1998; Lowe-McConnell, 1999; Martins, 2000; Kemenes, 2000). O presente estudo corrobora tal padrão, uma vez que grande parte da ictiofauna de 1ª e 2ª ordens foi sustentada, principalmente, por insetos terrestres.

O CRC preconiza que a biomassa de predadores (carnívoros) é uniforme ao longo do contínuo longitudinal, e os dados do presente estudo corroboraram este pressuposto. Os carnívoros, que são predadores generalistas, tiveram sua abundância quase que equitativa ao longo dos igarapés de diferentes tamanhos. O aumento da biomassa de carnívoros em igarapés de 5ª ordem deve-se à presença de indivíduos de maior porte, como o caracídeo *Charax pauciradiatus*, e os auquenipterídeos *Trachycorystes trachycorystes* e *Tetranematichthys wallacei*. A maior biomassa de piscívoros observada nos igarapés deve-se a contribuição das espécies de grande porte como, *Hoplias malabaricus*, *Ageneiosus polystictus* e *Acestrorhynchus falcistrostris* capturados em igarapés

de 4ª e 5ª ordens. Predadores especialistas, como os piscívoros, foram ausentes em igarapés de pequenas dimensões, tendo ocorrido a partir de igarapés de 3ª ordem. Os piscívoros geralmente possuem hábitos errantes, transitando de igarapés maiores para menores, o que pode dificultar sua captura em certas situações. Por outro lado, nos igarapés de cabeceiras os predadores de topo foram representados pelo carnívoro *Erythrinus erythrinus*, que se alimenta tanto de peixes como de invertebrados (Zuanon & Ferreira, in press). Nos igarapés de 1ª ordem é provável que os peixes sejam predados principalmente por insetos, como larvas de Odonata e baratas d'água (Hemiptera: Belostomatidae) (Merritt & Cummins, 1984; Corbet, 1999).

A maior abertura do dossel permite a entrada de luz no sistema, e conseqüentemente deveria resultar num aumento da produtividade primária autóctone como o aumento da produção de algas. Deste modo, era esperado um aumento na biomassa de perifívoros em igarapés maiores, especialmente nos igarapés de 4ª e 5ª ordens, com maior abertura de dossel, conforme previsto pelo CRC. Alguns estudos indicam uma maior abundância de perifíton em áreas com maior incidência de luz em riachos (Angemeier & Karr, 1983; Power, 1984; Buck & Sazima, 1995; Bojsen & Barriga, 2002). As bacias às quais pertencem os igarapés estudados são caracterizadas por águas ácidas e também por serem sistemas com baixas concentrações de nutrientes inorgânicos, o que poderia representar fatores limitantes adicionais à produtividade primária nesses sistemas (Goulding *et al.*, 1988).

Um estudo recente em igarapés amazônicos nas mesmas bacias do presente estudo, mostrou que a densidade de perifíton não estava relacionada com a abertura do dossel, e que provavelmente a disponibilidade de substratos (troncos, raízes e macrófitas) seria um fator importante (Lacerda, 2007). Nesse estudo, picos de biomassa e abundância de peixes perifívoros ocorreram em igarapés com maiores porcentagens de cobertura do substrato por macrófitas. Estes resultados estão em sintonia com um estudo de caso de uma espécie de perifívoros, o crenuquídeo *Ammocryptocharax elegans*. Esta espécie apresenta picos de abundância em manchas da macrófita *Thurnia sphaerocephala*, onde permanece camuflado forrageando entre as folhas (Zuanon *et al.*, 2006b). Lacerda (2007) indicou que a associação de peixes loricariídeos a macrófitas pode estar relacionada principalmente com a disponibilidade de abrigo, uma vez que este substrato apresentou baixa densidade de cobertura por perifíton. Mazzoni & Lobón-Cerviá (2000), estudando a estrutura longitudinal de assembléias de peixes de riachos no sudeste do Brasil, sugeriram que a disponibilidade irregular de recursos no gradiente longitudinal é a determinante primordial da abundância de peixes e de produtividade do sistema. Deste modo, a disponibilidade de recursos alimentares específicos e os requerimentos de habitat por espécies ou por categorias tróficas explicariam a maioria das variações entre os atributos funcionais das assembléias de peixes nos igarapés.

Um padrão claramente observado na estrutura trófica de igarapés de 1ª a 5ª ordem no presente estudo foi a predominância de insetos terrestres e aquáticos sustentando grande parte da ictiofauna, o que parece ser uma característica generalizada para igarapés na Amazônia Brasileira (e.g. Soares, 1979; Knopell, 1970; Silva, 1993; Anjos, 2005). Saul (1975), estudando a ictiofauna de igarapés no alto Amazonas (Equador), também observou que a maioria dos peixes alimentou-se principalmente de insetos terrestres, o que foi relacionado à baixa produtividade do sistema. Os igarapés de cabeceira são caracterizados por serem oligotróficos, sendo que os peixes que ocupam estes ambientes dependem principalmente de recursos alóctones (e.g. Henderson & Walker, 1986; Walker, 1987; Silva, 1993; Mendonça *et al.*, 2005). Estas informações mostram a importância da conservação de florestas ripárias para a manutenção da integridade das comunidades ictiofaunísticas dos igarapés de terra firme. E, embora a dieta das espécies de peixes seja dominada por insetos, o uso de diversas táticas alimentares, diferentes tipos de substratos de forrageamento, e distintos períodos de atividades (e.g., dia versus noite) permitem a coexistência de diversas espécies de peixes com dietas similares (e.g. Soares, 1979; Silva, 1993; Sabino & Zuanon, 1998; Zuanon & Ferreira, *in press*).

Em igarapés maiores, outras categorias tróficas começaram a aparecer, como os onívoros, detritívoros e zooplancívoros. A imprevisibilidade das inundações nos igarapés de cabeceiras provavelmente é um dos fatores responsáveis pela ausência de espécies com dieta especializada, ou seja, estenófagos. O consumo de frutos e sementes é um exemplo de especialização trófica que ocorre apenas em habitats com pulso de inundação previsível (Goulding, 1980). Deste modo, é esperado que as especializações tróficas apareçam em igarapés a partir de 5ª ordem. No presente estudo, peixes mucívoros e hematófagos foram registrados apenas nos igarapés de 5ª ordem, reforçando esta previsão (L.N. Carvalho, observação pessoal).

Os resultados obtidos no presente estudo revelaram que tanto a composição de espécies quanto as características tróficas da ictiofauna variaram longitudinalmente no sistema, e que tais variações estão associadas às características morfológicas, hidráulicas e estruturais dos igarapés. Houve um padrão de adição e substituição de espécies no sentido cabeceira-foz, bem como uma adição de categorias tróficas com o aumento da ordem dos igarapés. A adição de espécies, mais do que a substituição, prevalece como padrão na composição da ictiofauna de sistemas de rios e riachos tropicais (Welcomme, 1985). A sucessão longitudinal observada no presente estudo não seguiu exclusivamente este padrão, dado que poucas espécies de peixes ocorreram ao longo do contínuo de vazão, sendo a substituição de espécies um processo importante no sistema estudado (Fig. 3).

Um dos resultados interessantes obtidos no presente estudo foi o registro da presença de espécies geralmente caracterizadas como de cabeceiras, ao longo do contínuo de tamanho de

igarapés. Uma das possíveis razões para a falta de registros como esse na literatura é que a maioria dos estudos em igarapés maiores utilizou apenas malhadeiras como método principal de coleta. Puçás são os principais aparelhos de coleta em igarapés de cabeceiras (Silva, 1993; Bührnheim & Cox-Fernandes, 2001; Mendonça *et al.*, 2005; Anjos & Zuanon, 2007), e neste estudo o emprego de puçás e peneiras inclusive em igarapés de 4ª e 5ª ordens, possibilitou a melhor caracterização desta fauna. Um estudo comparativo da eficiência de métodos passivos com métodos ativos revelou que 47% das espécies foram capturadas com puçá, 20,0% com a armadilha fyknet, 14% com redinha, 5,6% com covos, 5,4 com detector de peixes elétricos e apenas 8% com malhadeira (L.N. Carvalho, dados não publicados). Estes dados demonstram a alta seletividade de captura de malhadeiras nos sistemas amostrados. Sendo assim, o uso de diferentes métodos de captura em igarapés de 1ª a 5ª ordem é necessário para assegurar a efetividade das amostragens (e.g. Ribeiro & Zuanon, 2006).

Algumas espécies consideradas típicas de cabeceiras, que ocorreram também em igarapés maiores, aparentemente adaptaram-se a viver em igarapés que sofrem com o pulso de inundação. Espécies habitantes do folhiço submerso (principalmente pequenos bagres e peixes elétricos) ocuparam um micro-habitat alternativo durante os períodos em que o folhiço submerso fica aparentemente indisponível (L.N. Carvalho, dados não publicados). Este micro-habitat é formado por detritos orgânicos provenientes da floresta marginal e possibilita um refúgio durante as flutuações do nível d'água, permitindo, assim, a presença dessas espécies nos igarapés maiores (L.N. Carvalho, dados não publicados).

O padrão observado de distribuição das categorias tróficas ao longo do gradiente de vazão não seguiu totalmente o modelo proposto pelo CRC. O CRC preconiza que o fluxo de carbono e as mudanças que ocorrem nos grupos funcionais tróficos são provenientes das variações na importância relativa da produção autóctone e alóctone, ao longo do gradiente longitudinal existente da cabeceira à foz. O CRC prediz que em pequenos riachos de floresta, e sujeitos a grande sombreamento pela floresta ripária, a produção autóctone é pequena devido à limitação de luz, e por isso os consumidores usam os recursos alóctones vindos da floresta que são muito abundantes, sendo o sistema heterotrófico (i.e., a produtividade primária bruta é menor que a respiração: $P < R$). À medida que os riachos tornam-se maiores, o sombreamento sobre o canal fica menor e a produção autóctone pode tornar-se um recurso alimentar importante, podendo o sistema se tornar autotrófico ($P > R$). E, quando se tornam grandes rios, tendem a ser heterotróficos novamente, pois a grande profundidade e turbidez das águas restringem a disponibilidade da luz e conseqüentemente a produção autóctone (Vannote *et al.*, 1980). Entretanto, alguns estudos recentes examinando tais padrões, por meio do uso de proporções de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio, têm demonstrado que grande parte do carbono que sustenta a cadeia alimentar metazoária é derivada de algas, tanto em sistemas de pequenos riachos (Salas & Dudgeon, 2001; March & Pringle, 2003;

Mantel *et al.*, 2004), como em grandes rios (Hamilton *et al.*, 1992; Forsberg *et al.*, 1993; Thorp & Delong, 2002; Lewis *et al.*, 2001; Delong & Thorp, 2005). O uso de isótopos estáveis para traçar o fluxo de carbono em riachos de floresta no Brasil foi realizado unicamente na região de Mata Atlântica, e indicou que as microalgas são o recurso alimentar predominante para a fauna (Brito *et al.*, 2006; Moulton, 2006). Entretanto, o método de análise de dieta utilizado no presente estudo não possibilita discriminação entre o material ingerido e o assimilado pelo animal, o que pode dificultar inferências sobre a verdadeira importância das fontes de energia para consumidores. Estudos complementares utilizando análises de isótopos estáveis são encorajados para compreender a importância relativa das fontes de energia autóctones e alóctones da ictiofauna ao longo do contínuo de igarapés.

As características físico-químicas e hidrológicas dos sistemas lóticos têm um papel fundamental na determinação da distribuição e dinâmica da biota e dos habitats aquáticos. Estas características tendem a variar longitudinalmente com o tamanho dos riachos entre as cabeceiras e a foz dos rios (Vannote *et al.*, 1980), e também lateralmente ao longo das planícies aluviais, em resposta à inundação periódica (Junk *et al.*, 1989). Além dos fatores históricos e geomorfológicos, fatores ecológicos são determinantes na composição e densidade de comunidades de peixes de qualquer sistema hidrográfico. As assembleias de peixes na Bacia Amazônica são muito dinâmicas, especialmente nos grandes rios e nas planícies de inundação associadas, onde deslocamentos para dispersão, migrações tróficas e reprodutivas resultam em mudanças na composição e abundância relativa das espécies em períodos variáveis de tempo (Lowe-McConnell, 1999). Nestes sistemas, o pulso de inundação é a principal força motriz controladora das variações na ictiofauna (Junk *et al.*, 1989). O presente estudo não abordou o efeito sazonal ao longo do contínuo longitudinal. Riachos que deságuam em grandes rios têm assembleias de peixes diferentes das de pequenos riachos que aumentam gradualmente de tamanho (Gorman, 1986). Esta característica é devido à invasão de espécies migradoras características de grandes rios (Gorman, 1986). Um estudo realizado recentemente na Amazônia Central Brasileira revelou que a composição da ictiofauna de igarapés de cabeceiras (1ª a 3ª ordem) apresentou uma tendência sazonal de mudança, na forma de variações de abundância das espécies mais comuns, possivelmente relacionadas a deslocamentos laterais para poças temporárias adjacentes durante o período chuvoso (Espírito Santo, 2007). Neste cenário, as assembleias de peixes de igarapés de cabeceiras localizados em terra firme sofrem variações sazonais sutis na sua estrutura, enquanto igarapés maiores localizados em planície de inundação estariam sujeitos diretamente ao pulso de inundação, caracterizando uma variação mais drástica. Assim, não apenas as características morfológicas e limnológicas dos igarapés são importantes para a dinâmica estrutural e trófica das assembleias de peixes, mas também a sua posição hierárquica no contínuo da bacia de drenagem.

Mudanças na riqueza de espécies podem ser mediadas por interações complexas na comunidade e ajustes na sua estrutura. Estudos sobre padrões de distribuição longitudinal e variação espacial são importantes para determinar as possíveis fontes da variabilidade e dos processos gerais de organização das assembléias de peixes. No presente estudo, a abordagem longitudinal identificou alguns fatores que podem ser importantes na estruturação e funcionamento das assembléias de peixes. Entretanto, este estudo representa apenas um dos primeiros passos para descrever e analisar padrões longitudinais de distribuição de peixes de igarapés na Amazônia Central.

Considerações finais e a aplicabilidade do CRC em igarapés amazônicos

Uma importante previsão qualitativa do CRC está relacionada às mudanças dos grupos funcionais tróficos ao longo do contínuo (Vannote *et al.*, 1980). Embora este conceito tenha sido primariamente desenvolvido para invertebrados, alguns autores encontraram padrões similares para a distribuição de guildas de peixes (e.g. Horwitz, 1978; Schlosser, 1982; Angermeier & Karr, 1983). Helfman, Collette & Facey (1997) comentaram que a integração das assembléias de peixes no conceito do rio contínuo é um desafio para a ecologia de peixes e rios. O aumento do número de estudos sobre a organização de assembléias de peixes de riachos possibilitou um avanço na compreensão do CRC. Neste sentido, os poucos estudos conduzidos em riachos e rios tropicais revelaram padrões que geralmente concordam com os padrões encontrados em regiões temperadas (veja revisão em Peres-Neto *et al.*, 1995; Tejerina-Garro *et al.*, 2005).

A escala espacial dos estudos influencia a percepção sobre a importância de fatores bióticos versus abióticos, assim como o padrão observado (Jackson *et al.*, 2001). Estudos realizados em pequenos igarapés amazônicos e em riachos da Mata Atlântica no Brasil (com profundidade média menor que 1 m, equivalentes a corpos d'água de 3ª ordem), não observaram um padrão de adição e substituição ao longo de um contínuo de tamanho. Nestes exemplos, a riqueza foi independente da dimensão dos riachos. Porém, estudos realizados na região tropical numa escala maior (profundidade chegando a mais de 5 metros) apresentaram um resultado semelhante ao padrão do CRC (e.g. Forsberg *et al.*, 2001, Ibanez *et al.*, 2007). O fato dos riachos de cabeceira ocorrerem em uma vasta amplitude de configurações climáticas, topográficas, vegetacionais e biogeográficas, os torna um dos sistemas aquáticos mais diversos estruturalmente entre os ambientes lóticos (Meyer *et al.*, 2007). Esta variedade estrutural se reflete em padrões e processos diferenciados em distintas regiões, o que, aliado à carência de pesquisas principalmente na região Neotropical, dificulta a percepção de um padrão geral.

O CRC demonstrou ser uma ferramenta útil para compreender como as assembléias de peixes de igarapés de 1ª a 5ª ordem estão organizadas ao longo do contínuo de tamanho (e atributos estruturais relacionados). Estudos adicionais, tanto teóricos como de campo, em diferentes tipos de

riachos na região tropical, contribuirão para uma melhor compreensão e refinamento do CRC. Manipulações experimentais devem ser fortemente estimuladas, tais como as usadas por Taylor *et al.* (2006). Esses autores, por meio de experimentos de campo, evidenciaram a importância de espécies de baixo nível trófico (o peixe detritívoro *Prochilodus mariae*) no funcionamento de ecossistemas lóticos tropicais. O estudo demonstrou a fragilidade potencial dos sistemas aquáticos tropicais, onde a perda de uma única espécie pode alterar a disponibilidade temporal e espacial do transporte de partículas orgânicas de carbono (POC), uma fonte de energia para as comunidades a jusante. Exemplos como o citado acima, enfatizam a importância de estudos de história natural e ecologia na região Neotropical, e especialmente na Amazônia, onde se encontra a maior diversidade de peixes de água doce do planeta (Reis *et al.*, 2003). Atualmente, os estudos de história natural e comportamento estão bastante refinados, e várias publicações têm alertado sobre a importância do conhecimento do comportamento animal na biologia da conservação (Clemmons & Buchholz, 1997; Caro, 1998; Sutherland, 1998), apesar de serem raras as citações para peixes. Conforme observado por Carvalho, Zuanon & Sazima (2007), a ampliação do conhecimento acerca da história natural das espécies de peixes amazônicos pode nortear com dados científicos o manejo e a conservação da ictiofauna, gerando o conhecimento necessário para manutenção ou recuperação da integridade dos ecossistemas aquáticos, e subsidiando os órgãos de fiscalização e controle ambiental.

Agradecimentos

Agradeço ao INPA, FUNASA, Instituto de Pesquisas Ecológicas (IPÊ) pelo suporte logístico; ao CNPq e IEB (Programa BECA, B/2006/01/BDP/05, Fundação Gordon e Betty Moore), pela concessão de bolsas de estudo; à FAPEAM, CNPq e Fundação “O Boticário” de Proteção à Natureza, pelo financiamento das atividades de campo; ao IBAMA pela permissão de coleta (Processo nº: 02005.002640/04-18). À Luana Fidélis, Raoni Rodrigues, Ocírio Pereira da Silva e Fabíola Ártemis, pelo inestimável apoio em campo e em laboratório; a Rafael Arruda, pelos conselhos e supervisão das análises estatísticas, e a Victor Landeiro, pelas sugestões de uso do Programa R. Esta publicação é uma contribuição da série técnica do PDBFF e do Projeto Igarapés.

Referências

American Veterinary Medical Association (2001) Report of the AVMA panel on euthanasia. JAVMA 218: 669-696.

- Angermeier, P.L. & Karr, J.R. (1983) Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environmental Biology of Fishes*, **9**, 117-135.
- Angermeier P.L. & Karr J.R. (1984) Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. In: *Evolutionary ecology of neotropical freshwater fishes* (Ed T.M. Zaret), pp. xx-xx. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Netherlands.
- Anjos M.B. (2005) *Estrutura de comunidades de peixes em igarapés de terra firme na Amazônia Central: estudo da composição, distribuição e características tróficas*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus. Amazonas.
- Anjos M.B. & Zuanon J. (2007). Sampling effort and fish species richness in small *terra firme* forest streams of central Amazonia, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **5**, 45-52.
- Araújo-Lima C.A.R.M., Jiménez L.F., Oliveira R.S., Eterovick P.C., Mendoza U. & Jerozomomnki A. (1999) Relação entre o número de espécies de peixes, complexidade do hábitat e ordem e ordem do riacho nas cabeceiras de um tributário do rio Urubu, Amazônia Central. *Acta Limnologica Brasiliensia*, **11**, 127-135.
- Baptista D.F., Dorvillé L.F.M., Buss D.F. & Nessimian J.L. (2001a) Diversity and habitat preference of aquatic insects along the longitudinal gradient of the Macaé River basin, Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, **61**, 249-258.
- Baptista D.F., Dorvillé L.F.M., Buss D.F. & Nessimian J.L. (2001b). Spatial and temporal organization of aquatic insects assemblages in the longitudinal gradient of a tropical river. *Revista Brasileira de Biologia*, **61**, 295-304.
- Barrella W., Petreire Jr. M., Smith W.S. & Montag, L.F.A. (1999) As relações entre as matas ciliares, os rios e os peixes. In: *Matas Ciliares: Conservação e recuperação*. (Eds R.R. Rodrigues & H. F. Leitão Filho), pp. 187-205. Edusp, São Paulo, Brasil.
- Bruns D.A., Minshall G.W., Cushing C.E., Cummins K.W., Brock J.T. & Vannote R.L. (1984) Tributaries as modifiers of the River Continuum Concept: analysis by polar ordination and regression models. *Archives Hydrobiologia*, **9**, 208-220.
- Bojsen B.H. & Barriga R. (2002) Effects of deforestation on fish community structure in Ecuadorian Amazon streams. *Freshwater Biology*, **47**, 2246-2260.
- Brito E.F., Moulton T.P., Souza M.L. & Bunn S.E. (2006) Stable isotope analysis indicates microalgae as the predominant food source of fauna in a coastal forest stream, south-east Brazil. *Austral Ecology*, **31**, 623-633.

- Buck S. & Sazima I. (1995) An assemblage of mailed catfishes (Loricariidae) in southeastern Brazil: distribution, activity and feeding. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, **6**, 325-332.
- Bührnheim C.M. & Cox-Fernandes C. (2001) Low seasonal variation of fish assemblages in Amazonian rain Forest streams. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, **12**, 65-78.
- Bührnheim C.M. & Cox-Fernandes C. (2003) Structure of fish assemblages in Amazonian rain-forest streams: effects of habitats and locality. *Copeia*, **2**, 255-262.
- Carpenter D.A. (2001) *Testing the river continuum concept: exploring ecological processes in the Wheeling Creek watershed*. Master of Arts in Geography, Univ. West Virginia, Morgantown, West Virginia.
- Caro, T. (1998) *Behavioural Ecology and Conservation Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Carvalho L.N., Zuanon J. & Sazima, I. 2007. Natural History of Amazon Fishes. In: *International Commission on Tropical Biology and Natural Resources* (Eds K. Del Claro, P.S. Oliveira, V. Rico-Gray, A. Ramirez, A.A.A. Barbosa, A. Bonet, F.R. Scarano, F.L. Consoli, F.J.M. Garzon, J.N. Nakajima, J.A. Costello, M.V. Sampaio, M. Quesada, M.R. Morris, M.P. Rios, N. Ramirez, O. Marçal Junior, R.H.F. Macedo, R.J. Marquis, R.P. Martins, S.C. Rodrigues, U. Luttge), In: *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*, Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford ,UK. [<http://www.eolss.net>].
- Castro, R.M.C. (1999) Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos: padrões gerais e possíveis processos causais. In: *Ecologia de Peixes de Riachos* (Eds E.P. Caramaschi & P.R. Peres-Neto), pp.139–155. Série *Oecologia Brasiliensis*, **6**, PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.
- Clemmons J.R. & Buchholz R. (1997) *Behavioural approaches to conservation in the wild*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Corbet P.S. (1999) *Dragonflies: Behaviour and ecology of Odonata*. Harley Books, Colchester, UK.
- Cox-Fernandes C., Podos J. & Lundberg J.G. (2004) Amazonian ecology: tributaries enhance the diversity of electric fishes. *Science*, **35**, 1960-1962.
- Delong M.D. & Brusven M.A. (1998) Macroinvertebrate community structure along the longitudinal gradient of an agriculturally impacted stream. *Environmental Management*, **22**, 445-457.
- Delong M.D. & Thorp J.H. (2005) Significance of instream autotrophs in dynamics of the Upper Mississippi River. *Oecologia*, **147**, 76-85.
- Elwood J.W., Newbold J.D., O'Neill R.V. & van Winkle W. (1983) Resource spiralling: An operational paradigm for analyzing lotic systems. In: *Dynamics of lotic ecosystems* (Eds T.D. Fontaine III & S.M. Bartell), pp. 3-27. Ann Arbor Science Publishers, Ann Arbor, MI, USA.

- Espírito Santo H.M.V. (2007) *Variação temporal da ictiofauna em igarapés de terra-firme Reserva Ducke, Manaus, Amazonas*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus. Amazonas.
- Faith D.P., Minchin P.R. & Belbin L. (1987) Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance: a theoretical model and computer simulations. *Vegetatio*, **69**, 57-68.
- Fearnside P.M. (2006) A vazante na Amazônia e o aquecimento global. *Ciência Hoje*, **39**, 76-78.
- Ferreira A.M. (1997) Transformações de dados em medidas de semelhança e suas interpretações ecológicas. *Revista Brasileira de Ecologia*, **1**, 111-114.
- Forsberg B.R., Castro, J.G.D., Cargin-Ferreira, E. & Rosenqvist A. (2001) The structure and function of the Negro River ecosystem: insights from the Jaú River. In: *Conservation and management of ornamental fish resources of the Rio Negro Basin, Amazonia, Brazil* (Eds N.L. Chao, P. Petry, G. Prang, L. Sonneschien & M. Tlustý), pp. 125-144. Editora da Universidade do Amazonas, Manaus.
- Forsberg B.R., Araújo-Lima C.A.R.M., Martinelli L.A., Victoria R.L. & Bonassi J.A. (1993) Autotrophic carbon sources for fish in the central Amazon. *Ecology*, **74**, 643-652.
- Gauch H.G. (1982) *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gorman O.T. (1986) Assemblage organization of stream fishes: the effects of river on adventitious streams. *American Naturalist*, **128**, 611-616.
- Goulding M. (1980) *The Fishes and the forest. Exploration in Amazonian natural history*. University of California Press, Berkeley, CA.
- Goulding M., Barthem R. & Ferreira E. (2003) *The Smithsonian Atlas of the Amazon*. Smithsonian Press, Washington.
- Goulding M. & Carvalho M.L. (1984) Ecology of Amazonian needlefishes (Belontiidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, **2**, 99-111.
- Goulding M., Carvalho M.L. & Ferreira E.G. (1988) *Rio Negro: Rich Life in Poor Water*. SPB Academic, The Hague, Netherlands.
- Greathouse E.A. & Pringle C.M. (2006) Does the river continuum concept apply on a tropical island? Longitudinal variation in a Puerto Rican stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **63**, 134-152.
- Grossman G., Ratajczak R.E., Crawford M. & Freeman M.C. (1998) Assemblage organization in stream fishes: effects of environmental variation and interspecific interactions. *Ecological Monographs*, **68**, 395-420.
- Hamilton K.S., Lewis M.W.J.R. & Sippel J.S. (1992) Energy source for aquatic animal in the Orinoco River floodplain evidence from stable isotopes. *Oecologia*, **89**, 324-330.

- Helfman G.S., Collette B.B. & Facey D.E. (1997) The diversity of fishes. Blackwell Science, USA.
- Henderson P.A. & Walker I. (1986) On the leaf litter community of the Amazonian blackwater stream Tarumazinho. *Journal of Tropical Ecology*, **2**, 1-17.
- Henderson P.A. & Walker I. (1990) Spatial organization and population density of the fish community of the litter banks within a central Amazonian black water stream. *Journal of Fish Biology*, **37**, 401-411.
- Hess L.L., Melack J.M., Novo E.M.L.M., Barbosa C.C.F. & Gastil M. (2003) Dual-season mapping of wetland inundation and vegetation for the Central Amazon region. *Remote Sensing of Environment*, **87**, 404– 428.
- Horwitz R.J. (1978) Temporal variability patterns and the distribution patterns of stream fishes. *Ecological Monographs*, **48**, 307-321.
- Hynes H.B.N. (1970) *The ecology of running waters*. Toronto Press, Canada.
- Hyslop E.J. (1980) Stomach contents analysis- a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, **17**, 411-429.
- Ibanez C., Oberdorff T., Teugels G., Mamononekene V., Lavoué S., Fermon Y., Paugy D. & Toham A.K. (2007) Fish assemblages structure and function along environmental gradients in rivers of Gabon (Africa). *Ecology of Freshwater Fish*, **16**, 315-334.
- Jackson D.A., Peres-Neto P.R. & Olden J.D. (2001) What controls who is where in freshwater fish communities – the role of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**, 157-170.
- Johnson B.L., Richardson W.B. & Naimo T.J. (1995) Past, present, and future concepts in large river ecology. *BioScience*, **45**, 134-141.
- Junk W.J. (1983) As águas da Região Amazônica. In: *Amazônia: desenvolvimento, integração e ecologia* (Eds E. Salati, H.O.R. Schubart, W.J. Junk & A.E. Oliveira), pp. 45-100. Editora Brasiliense, São Paulo.
- Junk W.J. & Furch K. (1985) The physical and chemical properties of Amazonian waters and their relationship with the biota. In: *Key environments: Amazonia* (Ed J.E Treherne), pp. 3-17. Pergamon, Oxford, England.
- Junk W.J. & Wantzen K.M. (2004) The Flood Pulse Concept: New aspects, approaches and applications - an update. In *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries* (Eds R.L. Welcomme & T. Petr), pp. 117-140. Food and Agriculture Organization & Mekong River Commission. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok.

- Junk W.J., Bayley P.B. & Sparks R.E. (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, **106**, 110-127.
- Kenkel N.C. & Orlóci L. (1986) Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies: some new results. *Ecology*, **67**, 919-928.
- Kemenes A. (2000) *Fatores influenciando a estrutura trófica e distribuição espacial das comunidades de peixes em igarapés de cabeceira, Parque Nacional do Jaú, AM*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus. Amazonas.
- Knöppel H.A. (1970) Food of Central Amazonian Fishes: Contribution to the nutrient-ecology of amazonian rain-forest-streams. *Amazoniana*, **2**, 257-352.
- Lacerda P.A. (2007) *Influência de alterações da floresta ripária na ocorrência e dieta de loricariídeos (Siluriformes) em igarapés de terra firme da Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus. Amazonas.
- Legendre L. & Legendre P. (1998) *Numerical Ecology. Developments in Environmental Modeling*, 20. Elsevier Science B.V., Amsterdam.
- Lewis W.M., Hamilton S.K., Rodriguez M.A., Saunder J.F. & Lasi M.A. (2001) Food web analysis of the Orinoco floodplain based on production estimates and stable isotope data. *Journal of the North American Benthological Society*, **20**, 241-254.
- Lima F.C.T., Ramos L., Barreto T., Cabalzar A., Tenório G., Barbosa A., Tenório F. & Resende A.S. (2005) Peixes do Alto Tiquié. In: *Peixe e gente no Alto Rio Tiquié: Conhecimentos Tukano e Tuyuka, ictiologia e etnologia* (Ed A. Cabalzar), pp. 111-282. Instituto Socioambiental, São Paulo.
- Lowe-McConnell R.H. (1999) *Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais*. Edusp, São Paulo.
- Mantel S.K., Salas M. & Dudgeon D. (2004) Food web structure in a tropical Asian forest stream. *Journal of the North American Benthological Society*, **23**, 28-55.
- March J.G. & Pringle C.M. (2003) Food web structure and basal resource utilization along a tropical island stream continuum, Puerto Rico. *Biotropica*, **35**, 84-93.
- Marques V.S. (2005) *Zoneamento Ecológico-Econômico do Distrito Agropecuário da SUFRAMA: Hidroclimatologia e Hidrogeologia*. Secretaria de Geologia, Mineração e Transformação Mineral, Ministério de Minas e Energia, Manaus.

- Martins C.S. (2000) Estrutura da comunidade da ictiofauna em igarapés da bacia do rio Urubu, Amazônia Central, Brasil. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus. Amazonas.
- Mazzoni R. & Lobón-Cerviá J. 2000. Longitudinal structure, density and production of a Neotropical stream fish assemblage: the river Ubatiba in the Serra do Mar, southeast Brazil. *Ecography* 23: 588-602.
- Melo A.S. & Froehlich C.G. (2001) Macroinvertebrates in neotropical streams: richness patterns along a catchment and assemblage structure between 2 seasons. *Journal of the North American Benthological Society*, **20**, 1-16.
- Mendonça F.P., Magnusson W.E. & Zuanon J. (2005) Relationships between habitat characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. *Copeia*, **4**, 750-763.
- Merritt R.W. & Cummins K.W. (1984) *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque.
- Meyer J.L., Strayer D.L., Wallace J.B., Eggert S.L., Helfman G.S. & Leonard N.E. (2007) The contribution of headwater streams to biodiversity in river networks. *Journal of the American Water Resources Association*, 43 (1). DOI: 10.1111/j.1752-1688.2007.00008.x.
- Minchin P.R. (1987) Simulation of multidimensional community patterns: toward a comprehensive model. *Vegetatio*, **71**, 145-156.
- Minshall G.W., Petersen R.C.J. & Nimz C.F. (1985) Species richness in streams of different size from the same drainage basin. *American Naturalist*, **125**, 16-38.
- Moulton T.P. (2006) Why the world is green, the waters are blue and food webs in small streams in the Atlantic Rainforest are predominantly driven by microalgae? In: *II- Simpósio de Ecologia Teórica- Discutindo Ecologia Neotropical* (Eds Programa de Pós-Graduação em Ecologia), pp.78-89. Série *Oecologia Brasiliensis*, **10**, PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.
- Neves E.T. (1974) *Curso de Hidráulica*. 2ª edição. Editora Globo, Porto Alegre.
- Osborne L.L. & Wiley M.J. (1992) Influence of tributary spatial position on the structure of warmwater fish communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**, 671-681.
- Peres-Neto P.R., Bizerril C.R.S.F. & Iglesias R. (1995) An overview of some aspects of river ecology: a case study on fish assemblages distribution in an eastern Brazilian coastal river. In: *Estrutura, Funcionamento e Manejo de Ecossistemas Brasileiros* (Ed F. A. Esteves), pp.317-334. Série *Oecologia Brasiliensis*, **1**, Rio de Janeiro, Brasil.
- Power M. (1984) Depth distributions of armored catfish: predator-induced resource avoidance? *Ecology*, **65**, 523-528.

- R Development Core Team (2007). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- RADAMBRASIL (1978) Folha SA.20 Manaus vol 18: geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação, uso potencial da terra. Ministério das Minas e Energia, Secretaria Geral, Projeto RADAMBRASIL, Rio de Janeiro.
- Reis R.E., Kullander S.O. & Ferraris Jr C.J. (2003). *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre.
- Ribeiro O.M. & Zuanon J. (2006) Comparação da eficiência de dois métodos de coleta de peixes em igarapés de terra firme da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 36, 389-394.
- Roper B.B. & Scarnecchia D.L. (2001) Patterns of diversity, density, and biomass of ectothermic vertebrates in ten small streams along a North American river continuum. *Northwest Science*, 75, 168-175.
- Sabino J. & Castro R.M.C. (1990) Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da Floresta Atlântica (sudeste do Brasil). *Revista Brasileira de Biologia*, 50, 23-36.
- Sabino J. & Zuanon J. (1998) A stream fish assemblage in Central Amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 8, 201-210.
- Salas M. & Dudgeon D. (2001) Stable-isotope determination of mayfly (Insecta: Ephemeroptera) food sources in three tropical Asian streams. *Arch. Hydrobiologie*, 151, 17-32.
- Santos G.M. & Ferreira E.J.G. (1999) Peixes da Bacia Amazônica. In: *Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais* (Ed. R.H. Lowe-McConnell), pp. 345-373. Edusp, São Paulo.
- Saul W.G. (1975) An ecological study of fishes at a site in upper Amazonian Ecuador. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 127, 93-134.
- Saunders D.L., Meeuwig J.J. & Vincent A.C.J. (2002) Freshwater protected areas: strategies for conservation. *Conservation Biology*, 16, 30-41.
- Schlosser I.J. (1982) Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs*, 52, 395-414.
- Silva C.P.D. (1993) Alimentação e distribuição espacial de algumas espécies de peixes do igarapé do Candirú, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 23, 271-285.
- Soares M.G.M. (1979) Aspectos ecológicos (alimentação e reprodução) dos peixes do igarapé do Porto, Aripuanã, MT. *Acta Amazonica*, 9, 325-352.
- Strahler A.N. (1957) Quantitative analysis of watershed geomorphology. *American Geophysical Union Transactions*, 38, 913-920.

- Sutherland W.J. (1998) The importance of behavioral studies in conservation biology. *Animal Behavior*, **56**, 801-809.
- Taylor B.W., Flecker A.S. & Hall Jr. R.O. (2006) Loss of a harvested fish species disrupts carbon flow in a diverse tropical river. *Science*, **313**, 833-836.
- Tejerina-Garro F.L., Maldonado M., Ibañez C., Pont D., Roset N. & Oberdorff T. (2005) Effects of natural and anthropogenic environmental changes on riverine fish assemblages: a framework for ecological assessment of rivers. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **48**, 91-108.
- Thorp H.J. & DeLong D.M. 2002. Dominance of autochthonous autotrophic carbon in food webs of heterotrophic rivers. *Oikos*, **96**, 543-550.
- Trancoso R. (2006) *Mudanças na cobertura da terra e alterações na resposta hidrológica de bacias hidrográficas na Amazônia*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus. Amazonas.
- Uieda V.S., Buzzato P. & Kikuchi R.M. (1997) Partilha de recursos alimentares em peixes em um riacho de serra do Sudeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **69**, 243-252.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. & Cushing C.E. (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 130-137.
- Walker I. (1987) The biology of streams as part Amazonian forest ecology. *Experientia*, **5**, 279-287.
- Walker I. (1995) Amazonian streams and small rivers. In: *Limnology in Brazil* (Eds J.G. Tundisi, C.E.M. Bicudo, T. Matsumura-Tundisi), pp. 167-193. Brazilian Academy of Sciences, Brazilian Limnological Society, Rio de Janeiro, Brazil.
- Ward J.V. & Stanford J.A. (1983) The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. In: *Dynamics of lotic ecosystems* (Eds T.D. Fontaine III & S.M. Bartell), pp. 29-42. Ann Arbor Science Publishers, Ann Arbor, MI, USA.
- Weitzman S.H. & Vari R.P. (1988) Miniaturization in South American freshwater fishes: overview and discussion. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **101**, 444-465.
- Welcomme R.L. (1985) River fisheries. FAO Fisheries Technical Paper 262. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome.
- Wentworth C.K. (1922) A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of Geology*, **30**, 377-392.
- Wiley M.J., Osborne L.L. & Larimore R.W. (1990) Longitudinal structure of an agricultural prairie river system and its relationships to current stream ecosystem theory. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **47**, 373-384.
- Wilkinson L. (1998) *SYSTAT: the System for Statistics*. SYSTAT Inc., Evanston, Illinois.
- Zar J.H. (1999) *Biostatistical analysis*. 4th ed. Prentice Hall, New Jersey.

- Zaret T.M. & Rand A.S. (1971) Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, **52**, 336-342.
- Zuanon J., Bockmann F.A. & Sazima I. (2006a) A remarkable sand-dwelling fish assemblage from central Amazonia, with comments on the evolution of psammophily in South American freshwater fishes. *Neotropical Ichthyology*, **4**, 107-118.
- Zuanon J., Carvalho L.N. & Sazima I. (2006b) A chamaeleon characin: the plant-clinging and colour-changing *Ammocryptocharax elegans* (Characidiinae: Crenuchidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, **17**, 225-232.
- Zuanon J. & Ferreira E. (in press) Feeding ecology of fishes in the Brazilian Amazon - a naturalistic approach. In: *Feeding and Digestive Functions of Fishes* (Eds J.E.P. Cyrino, D. Bureau & B.G. Kapoor). Science Publishers Inc., USA.

Tabela 1 Localização e características geográficas dos pontos de coleta nas bacias de drenagem do rio Cuieiras (CUI), rio Preto da Eva (RPE) e rio Urubu (URU), na Amazônia Central.

Pontos	Latitude (S)	Longitude (W)	Altitude (m.a.n.m.)*	DPF (Km)**
CUI 1	2,34970	60,10045	78	90,08
RPE 1	2,40582	59,89561	103	139,41
URU 1	2,43628	59,78928	112	203,34
CUI 2	2.34132	60,10266	76	90,95
RPE 2	2.40421	59,89561	93	139,54
URU 2	2.41481	59,77330	79	199,93
CUI 3	2.33170	60,07767	75	92,87
RPE 3	2.40679	59,89511	93	139,22
URU 3	2.41286	59,77423	80	199,70
CUI 4	2.71277	60,47228	24	21,56
RPE 4	2.79300	59,63917	26	77,66
URU 4	2.11786	59,93500	61	220,43
CUI 5	2.53616	60,32585	23	52,40
RPE 5	2.74078	59,67142	24	83,93
URU 5	2.12600	59,94822	52	221,54

*m.a.n.m.= metros acima do nível do mar.

**DPF= distância de cada ponto até a foz da bacia.

Tabela 2 Correlações de Pearson entre as variáveis abióticas medidas em igarapés de 1ª a 5ª ordem, ao longo de um contínuo longitudinal durante o período de vazante (bacias dos rios Preto da Eva e Urubu) e início da cheia (bacia do rio Cuieiras).

	Largura	Prof.	V.C.	Vazão	Dossel	O ₂	Temp.	Cond.	pH	AR	AG	LA	LF	LT	MA	RA	SE	SF	TR
Prof. (m)	0,950																		
V.C. (m/s)	0,393	0,346																	
Vazão (m ³ /s)	<i>0,869</i>	0,936	0,407																
Dossel (%)	0,972	0,904	0,505	<i>0,843</i>															
O ₂ (mg/l)	0,547	0,654	0,124	0,516	0,437														
Temp. (°C)	0,530	0,302	-0,059	0,142	0,543	0,070													
Cond. (µS/cm)	0,478	0,510	-0,265	0,625	0,418	0,289	0,210												
pH	0,117	0,099	-0,104	0,089	0,108	0,108	0,353	0,107											
AR	0,299	0,265	0,210	0,133	0,253	0,175	0,273	-0,368	0,509										
AG	0,776	0,662	0,525	0,545	0,720	0,533	0,427	0,078	-0,104	0,415									
LA	<i>0,843</i>	0,799	-0,069	0,743	0,808	0,342	0,604	0,693	0,171	0,137	0,455								
LF	-0,528	-0,545	-0,244	-0,398	-0,489	-0,338	-0,229	0,118	-0,414	-0,751	-0,400	-0,363							
LG	-0,302	-0,301	-0,125	-0,321	-0,215	-0,106	-0,120	0,064	-0,381	-0,828	-0,381	-0,223	0,587						
MA	0,086	0,081	0,686	0,094	0,190	0,102	-0,115	-0,541	0,023	0,327	0,205	-0,213	-0,182	-0,181					
RA	-0,653	-0,691	-0,364	-0,510	-0,625	-0,723	-0,230	-0,111	-0,038	-0,338	-0,598	-0,375	0,353	0,096	-0,252				
SE	0,026	-0,005	0,382	0,109	0,112	-0,376	-0,134	-0,089	-0,371	0,001	0,048	-0,081	-0,130	-0,201	0,079	0,199			
SF	0,588	0,762	0,006	<i>0,862</i>	0,533	0,443	-0,092	0,743	0,122	-0,047	0,122	0,668	-0,247	-0,220	-0,135	-0,300	0,003		
TR	0,258	0,301	-0,161	0,163	0,078	0,663	0,039	0,149	0,016	0,219	0,399	0,096	-0,246	-0,245	-0,171	-0,504	-0,320	0,112	
C.H.	0,602	0,651	0,202	0,675	0,547	0,651	0,173	0,537	0,430	0,112	0,281	0,456	-0,363	-0,156	0,131	-0,495	-0,215	0,615	0,374

Prof.= profundidade; V.C.= velocidade média da corrente; Dossel= abertura de dossel; O₂= oxigênio dissolvido; Temp.= temperatura; Cond.= condutividade; C.H.= compostos húmicos; AR= areia; AG= argila; LA= laje; LF=liteira fina; LG= liteira grossa ; MA= macrófita; RA= raiz; SE= seixo; SF= sedimento fino; TR= tronco. Itálico: p<0,05; Negrito: p<0,001

Tabela 3 Valores médios dos parâmetros físico-químicos medidos em igarapés de 1ª a 5ª ordem, durante o período de vazante (bacias dos rios Preto da Eva – RPE - e Urubu - URU) e início da cheia (bacia do rio Cuieiras - CUI).

Bacias	Ordem	Largura média (m)	Prof. média (m)	V.C. (m/s)	Vazão (m ³ /s)	Dossel (%)	O ₂ (mg/l)	Temp. (°C)	Cond. (µS/cm)	C.H.	pH	Categorias de substratos (%)									
												AR	AG	LA	LF	LG	MA	RA	SE	SF	TR
CUI	1ª	1,73	0,16	0,15	0,05	12,54	5,36	25,50	9,80	0,009	4,48	24,70	0,00	0,00	23,40	34,60	0,00	7,40	0,00	0,00	9,90
RPE	1ª	1,90	0,13	0,22	0,04	14,11	5,58	24,60	10,00	0,013	4,54	13,70	0,00	0,00	16,00	48,10	0,00	14,80	1,20	0,00	6,20
URU	1ª	1,33	0,12	0,22	0,03	7,61	4,21	24,80	8,40	0,004	4,21	18,50	0,00	0,00	13,50	34,60	0,00	28,40	2,50	0,00	2,50
CUI	2ª	2,55	0,37	0,28	0,23	11,00	5,85	25,30	8,40	0,008	5,14	66,60	1,20	0,00	6,20	6,20	0,00	17,30	0,00	0,00	2,50
RPE	2ª	2,33	0,37	0,22	0,14	11,70	6,30	24,60	9,20	0,014	4,51	29,60	0,00	0,00	6,20	38,30	0,00	14,80	0,00	0,00	11,10
URU	2ª	2,16	0,25	0,38	0,17	16,98	4,23	24,80	8,20	0,003	4,25	50,60	0,00	0,00	3,70	8,70	0,00	18,50	14,80	0,00	3,70
CUI	3ª	3,85	0,55	0,36	0,68	17,61	5,99	25,30	7,09	0,014	5,11	69,13	0,00	0,00	1,20	2,50	3,70	13,60	0,00	0,00	9,90
RPE	3ª	3,23	0,47	0,29	0,40	9,10	5,70	24,30	7,50	0,011	4,27	58,00	1,20	0,00	9,90	12,30	2,50	8,60	0,00	0,00	7,40
URU	3ª	3,51	0,61	0,28	0,52	14,24	4,53	24,40	7,50	0,003	4,81	67,90	0,00	0,00	1,20	12,30	0,00	9,90	0,00	0,00	8,70
CUI	4ª	9,37	0,87	0,18	1,30	24,38	6,00	25,80	8,70	0,025	5,20	59,30	0,00	0,00	0,00	20,90	0,00	7,40	0,00	0,00	12,40
RPE	4ª	6,65	1,47	0,31	2,56	26,70	7,02	24,40	7,50	0,009	4,29	34,60	0,00	0,00	6,20	49,40	1,20	0,00	0,00	1,20	7,40
URU	4ª	17,04	1,79	0,43	11,76	29,08	7,80	24,80	8,30	0,013	4,30	61,70	4,90	0,00	2,50	3,70	0,00	1,20	1,20	0,00	24,70
CUI	5ª	35,59	2,55	0,21	17,11	99,96	6,12	28,10	9,60	0,012	4,70	62,30	4,40	2,20	0,00	20,00	0,00	2,20	0,00	0,00	8,90
RPE	5ª	26,07	2,24	0,55	29,00	89,10	6,08	25,10	7,20	0,017	4,50	58,00	4,40	0,00	2,20	20,00	4,40	0,00	6,60	0,00	4,40
URU	5ª	37,80	4,32	0,44	63,22	97,22	7,40	24,90	12,80	0,029	4,80	46,70	2,20	22,20	0,00	4,40	0,00	2,20	2,20	8,90	11,10

Prof.= profundidade; V.C.= velocidade média da corrente; Dossel= abertura de dossel; O₂= oxigênio dissolvido; Temp= temperatura; Cond.= condutividade; C.H.= compostos húmicos; AR= areia; AG= argila; LA= laje; LF=liteira fina; LG= liteira grossa ; MA= macrófita; RA= raiz; SE= seixo; SF= sedimento fino; TR= tronco.

Tabela 4 Lista de espécies de peixes e suas respectivas categorias tróficas em igarapés de 1ª a 5ª ordem, durante o período de vazante (bacias dos rios Preto da Eva e Urubu) e início da cheia (bacia do rio Cuieiras).

Ordem	Família	Espécie	Código das espécies	Categorias tróficas
Beloniformes	Belontiidae	<i>Belonion apodion</i> Collette, 1966	Bel apo	zooplânctívoro
Characiformes	Acestorhynchidae	<i>Acestorhynchus falcatus</i> (Bloch, 1794)	Ace falca	piscívoro
		<i>Acestorhynchus falcirostris</i> (Cuvier, 1819)	Ace falci	piscívoro
		<i>Acestorhynchus nasutus</i> Eigenmann, 1912	Ace nas	piscívoro
	Anostomidae	<i>Leporinus klausewitzii</i> Géry, 1960	Lep kla	onívoro
		<i>Pseudanos gracilis</i> (Kner, 1858)	Pse gra	detritívoro
	Characidae	<i>Agoniatas halecinus</i> Müller & Troschel, 1845	Ago hal	piscívoro
		<i>Aphyocharacidium</i> sp.	Aph sp	insetívoro autóctone
		<i>Brycon melanopterus</i> (Cope, 1872)	Bry mel	onívoro
		<i>Bryconops caudomaculatus</i> (Günther, 1864)	Bry cau	insetívoro alóctone
		<i>Bryconops giacopinii</i> (Fernández-Yépez, 1950)	Bry gia	onívoro
		<i>Bryconops inpai</i> Knöppel, Junk & Géry, 1968	Bry inp	insetívoro alóctone
		<i>Charax pauciradiatus</i> (Günther, 1864)	Cha pau	carnívoro
		<i>Gnatocharax steindachneri</i> Fowler, 1913	Gna ste	insetívoro generalista
		<i>Hemigrammus analis</i> Durbin, 1909	Hem ana	onívoro
		<i>Hemigrammus bellotti</i> (Steindachner, 1882)	Hem bel	insetívoro alóctone
		<i>Hemigrammus bellotti</i> "invertido"	Hem beli	insetívoro alóctone
		<i>Hemigrammus gracilis</i> (Lütken, 1875)	Hem gra	invertívoro
		<i>Hemigrammus</i> cf. <i>pretoensis</i> Géry, 1965	Hem pre	insetívoro alóctone
		<i>Hemigrammus stictus</i> (Durbin, 1909)	Hem sti	insetívoro alóctone
		<i>Hemigrammus vorderwinkleri</i> Géry, 1963	Hem vor	carnívoro
		<i>Heterocharax virgulatus</i> Toledo-Piza, 2000	Het vir	insetívoro generalista
		<i>Hoplocharax goethei</i> Géry, 1966	Hop goe	insetívoro generalista
		<i>Hyphessobrycon</i> aff. <i>heterorhabdus</i> (Ulrey, 1894)	Hyp het	insetívoro alóctone
		<i>Hyphessobrycon agulha</i> Fowler, 1913	Hyp agu	insetívoro alóctone
		<i>Hyphessobrycon copelandi</i> Durbin, 1908	Hyp cop	insetívoro autóctone
		<i>Hyphessobrycon melazonatus</i> Durbin, 1908	Hyp mel	insetívoro generalista
		<i>Hyphessobrycon</i> sp. "grupo d"	Hyp gd	insetívoro generalista
		<i>Iguanodectes geisleri</i> Géry, 1970	Igu gei	insetívoro alóctone
		<i>Iguanodectes gracilis</i> Géry, 1993	Igu gra	onívoro
		<i>Iguanodectes spilurus</i> (Günther, 1864)	Igu spi	onívoro
<i>Iguanodectes variatus</i> Géry, 1993		Igu var	onívoro	
<i>Metynnis argenteus</i> Ahl, 1923		Met arg	onívoro	

		<i>Moenkhausia cf. lepidura</i> (Kner, 1858)	Moe lep	insetívoro generalista
		<i>Moenkhausia cf. oligolepis</i> (Günther, 1864)	Moe oli	invertívoro
		<i>Moenkhausia collettii</i> (Steindachner, 1882)	Moe col	insetívoro autóctone
		<i>Moenkhausia copei</i> (Steindachner, 1882)	Moe cop	insetívoro alóctone
		<i>Paracheiroidon simulans</i> (Géry, 1963)	Par sim	insetívoro autóctone
		<i>Phenacogaster megalostictus</i> Eigenmann, 1909	Phe meg	insetívoro autóctone
		<i>Serrasalmus gouldingi</i> Fink & Machado-Allison, 1992	Ser gou	onívoro
		<i>Serrasalmus serrulatus</i> (Valenciennes, 1850)	Ser ser	onívoro
		<i>Tetragonopterus chalceus</i> Spix & Agassiz, 1829	Tet cha	onívoro
Chilodontidae		<i>Chilodus punctatus</i> Müller & Troschel, 1844	Chi pun	perifitívoro
Crenuchidae		<i>Ammocryptocharax elegans</i> Weitzman & Kanazawa, 1976	Amm ele	insetívoro autóctone
		<i>Ammocryptocharax minutus</i> Buckup, 1993	Amm min	insetívoro autóctone
		<i>Characidium aff. pteroides</i> Eigenmann, 1909	Cha pte	insetívoro autóctone
		<i>Crenuchus spilurus</i> Günther, 1863	Cre spi	insetívoro generalista
		<i>Elachocharax junki</i> (Géry, 1971)	Ela jun	insetívoro autóctone
		<i>Elachocharax mitopterus</i> Weitzman, 1986	Ela mit	insetívoro autóctone
		<i>Elachocharax pulcher</i> Myers, 1927	Ela pul	insetívoro autóctone
		<i>Leptocharacidium omspilus</i>	Lep omo	insetívoro autóctone
		<i>Melanocharacidium pectorale</i> Buckup, 1993	Mel pec	insetívoro autóctone
		<i>Microcharacidium eleotrioides</i> (Géry, 1960)	Mic ele	insetívoro autóctone
		<i>Microcharacidium weitzmani</i> Buckup, 1993	Mic wei	insetívoro autóctone
		<i>Odontocharacidium aphanes</i> (Weitzman & Kanazawa, 1977)	Odo aph	insetívoro autóctone
Ctenoluciidae		<i>Boulengerella lucius</i> (Cuvier, 1816)	Bou luc	piscívoro
		<i>Boulengerella maculata</i> (Valenciennes, 1850)	Bou mac	piscívoro
Erythrinidae		<i>Erythrinus erythrinus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Ery ery	carnívoro
		<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	Hop mal	piscívoro
Gasteropelecidae		<i>Carnegiella marthae</i> Myers, 1927	Car mar	insetívoro generalista
		<i>Carnegiella strigata</i> (Günther, 1864)	Car str	insetívoro generalista
Hemiodontidae		<i>Hemiodus immaculatus</i> Kner, 1858	Hem ima	detritívoro
Lebiasinidae		<i>Copella nattereri</i> (Steindachner, 1876)	Cop nat	insetívoro alóctone
		<i>Copella nigrofasciata</i> (Meinken, 1952)	Cop nig	insetívoro alóctone
		<i>Nannostomus eques</i> Steindachner, 1876	Nan equ	insetívoro generalista
		<i>Nannostomus harrisoni</i> (Eigenmann, 1909)	Nan har	insetívoro autóctone
		<i>Nannostomus marginatus</i> Eigenmann, 1909	Nan mar	insetívoro generalista
		<i>Nannostomus trifasciatus</i> Steindachner, 1876	Nan tri	insetívoro generalista
		<i>Pyrrhulina brevis</i> Steindachner, 1876	Pyr bre	insetívoro alóctone
		<i>Pyrrhulina laeta</i> (Cope, 1872)	Pyr lae	insetívoro alóctone
Cyprinodontiformes	Poeciliidae	<i>Fluviphylax obscurus</i> Costa, 1996	Flu obs	insetívoro autóctone

	Rivulidae	<i>Rivulus compressus</i> Henn, 1916	Riv com	insetívoro generalista	
		<i>Rivulus obscurus</i> Garman, 1895	Riv obs	insetívoro generalista	
Gymnotiformes	Gymnotidae	<i>Gymnotus anguillaris</i> Hoedeman, 1962	Gym ang	insetívoro autóctone	
		<i>Gymnotus cataniapo</i> Mago-Leccia, 1994	Gym cat	insetívoro autóctone	
		<i>Gymnotus</i> cf. <i>stenoleucus</i> Mago-Leccia, 1994	Gym ste	insetívoro autóctone	
		<i>Gymnotus pedanopterus</i> Mago-Leccia, 1994	Gym ped	insetívoro autóctone	
	Hypopomidae		<i>Brachyhypopomus</i> sp. "anal preta"	Bra ap	insetívoro autóctone
			<i>Brachyhypopomus</i> sp. "pintado"	Bra pin	insetívoro autóctone
			<i>Brachyhypopomus beebei</i> (Schultz, 1944)	Bra bee	insetívoro autóctone
			<i>Brachyhypopomus</i> sp. "royeroi"	Bra roy	insetívoro autóctone
			<i>Hypopygus lepturus</i> Hoedeman, 1962	Hyp lep	insetívoro autóctone
			<i>Hypopygus neblinae</i> Mago-Leccia, 1994	Hyp neb	insetívoro autóctone
			<i>Microsternarchus bilineatus</i> Fernández-Yépez, 1968	Mic bil	insetívoro autóctone
			<i>Steatogenys duidae</i> (La Monte, 1929)	Ste dui	insetívoro autóctone
			<i>Steatogenys elegans</i> (Steindachner, 1880)	Ste ele	insetívoro autóctone
			<i>Stegostenopos cryptogenes</i> Triques, 1997	Ste cry	insetívoro autóctone
			<i>Gymnorhamphichthys rondoni</i> (Miranda Ribeiro, 1920)	Gym ron	insetívoro generalista
			<i>Eigenmannia</i> aff. <i>trilineatta</i> López & Castello, 1966	Eig tri	insetívoro autóctone
			<i>Sternopygus macrurus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Ste mac	carnívoro
Perciformes	Cichlidae	<i>Aequidens pallidus</i> (Heckel, 1840)	Aeq pal	carnívoro	
		<i>Apistogramma</i> sp. "barriga listrada"	Api bar	insetívoro autóctone	
		<i>Apistogramma</i> sp. "bo"	Api bo	insetívoro autóctone	
		<i>Apistogramma</i> aff. <i>eunotus</i> Kullander, 1981	Api eun	insetívoro autóctone	
		<i>Apistogramma</i> cf. <i>steindachneri</i> (Regan, 1908)	Api ste	insetívoro autóctone	
		<i>Apistogramma hippolytae</i> Kullander, 1982	Api hip	insetívoro autóctone	
		<i>Apistogramma meinkenii</i> Kullander, 1980	Api mei	insetívoro autóctone	
		<i>Apistogramma mendezi</i> Römer, 1994	Api men	insetívoro autóctone	
		<i>Apistogramma pulchra</i> Kullander, 1980	Api pul	insetívoro autóctone	
		<i>Apistogramma</i> sp. "emerald"	Api eme	insetívoro autóctone	
		<i>Crenicichla alta</i> Eigenmann, 1912	Cre alt	carnívoro	
		<i>Crenicichla lenticulata</i> Heckel, 1840	Cre len	carnívoro	
		<i>Crenicichla notophthalmus</i> Regan, 1913	Cre not	carnívoro	
		<i>Crenicichla wallacii</i> Regan, 1905	Cre wal	carnívoro	
		<i>Laetacara thayeri</i> (Steindachner, 1875)	Lae tha	carnívoro	
			<i>Microphilypnus amazonicus</i> Myers, 1927	Mic ama	insetívoro autóctone
			<i>Microphilypnus ternetzi</i> Myers, 1927	Mic ter	insetívoro autóctone
Siluriformes	Polycentridae	<i>Monocirrhus polyacanthus</i> Heckel, 1840	Mon pol	piscívoro	
	Aspredinidae	<i>Bunocephalus</i> sp.	Bun sp	onívoro	

Auchenipteridae	<i>Ageneiosus polystictus</i> Steindachner, 1915	Age pol	piscívoro	
	<i>Auchenipterichthys punctatus</i> (Valenciennes, 1840)	Auc pun	onívoro	
	<i>Centromochlus</i> aff. <i>concolor</i> (Mees, 1974)	Cen con	insetívoro alóctone	
	<i>Tatia</i> aff. <i>brunnea</i> Mees, 1974	Tat bru	carnívoro	
	<i>Tetranematichthys wallacei</i> Vari & Ferraris, 2006	Tet wal	carnívoro	
	<i>Trachycorystes trachycorystes</i> (Valenciennes, 1840)	Tra tra	carnívoro	
	Cetopsidae	<i>Denticetopsis seducta</i> Vari, Ferraris & de Pinna, 2005	Den sed	carnívoro
		<i>Helogenes marmoratus</i> Günther, 1863	Hel mar	insetívoro alóctone
	Doradidae	<i>Acanthodoras cataphractus</i> (Linnaeus, 1758)	Aca cat	carnívoro
		<i>Physopyxis ananas</i> Sousa & Rapp Py-Daniel, 2005	Phy ana	carnívoro
Heptapteridae	<i>Brachyglanis microphthalmus</i> Bizerril, 1991	Bra mic	insetívoro generalista	
	<i>Gladioglanis conquistador</i>	Gla con	insetívoro generalista	
	<i>Imparfinis pristos</i> Mees & Cala, 1989	Imp pri	insetívoro autóctone	
	<i>Mastiglanis asopos</i> Bockmann, 1994	Mas aso	insetívoro autóctone	
	<i>Myoglanis koepcke</i> Chang, 1999	Myo koe	insetívoro autóctone	
	<i>Nemuroglanis pauciradiatus</i> Ferraris, 1988	Nem pau	insetívoro autóctone	
	<i>Nemuroglanis</i> sp.n. "zua"	Nem zua	insetívoro autóctone	
	<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	Rha que	carnívoro	
	Loricariidae	<i>Acestridium discus</i> Haseman, 1911	Ace dis	perifitívoro
		<i>Acestridium martini</i> Retzer, Nico & Provenzano, 1999	Ace mar	perifitívoro
<i>Ancistrus</i> sp.7		Anc sp7	perifitívoro	
<i>Ancistrus</i> sp.8		Anc sp8	perifitívoro	
<i>Farlowella smithi</i> Fowler, 1913		Far smi	perifitívoro	
<i>Otocinclus mura</i> Schaefer, 1997		Oto mur	perifitívoro	
<i>Oxyropsis acutirostra</i> Miranda Ribeiro, 1951		Oxy acu	perifitívoro	
<i>Parotocinclus longirostris</i> Garavello, 1988		Par lon	perifitívoro	
<i>Rineloricaria</i> aff. <i>formosa</i> Isbrücker & Nijssen, 1979		Rin for	perifitívoro	
<i>Rineloricaria heteroptera</i> Isbrücker & Nijssen, 1976		Rin het	perifitívoro	
Pimelodidae	<i>Rineloricaria lanceolata</i> (Günther, 1868)	Rin lan	perifitívoro	
	<i>Brachyrhamdia</i> sp.	Bra sp	insetívoro generalista	
Pseudopimelodidae	<i>Batrochoglanis raninus</i> (Valenciennes, 1840)	Bat ran	piscívoro	
	<i>Batrochoglanis villosus</i> (Eigenmann, 1912)	Bat vil	piscívoro	
Trichomycteridae	<i>Ituglanis</i> sp.	Itu sp	insetívoro autóctone	
	<i>Stauroglanis gouldingi</i> de Pinna, 1989	Sta gou	insetívoro autóctone	
	<i>Trichomycterus</i> cf. <i>johnsoni</i> (Eigenmann, 1914)	Tri joh	insetívoro autóctone	
	<i>Trichomycterus hasemani</i> (Fowler, 1932)	Tri has	insetívoro autóctone	
Synbranchiformes	Synbranchidae	<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1795	Syn mar	carnívoro
		<i>Synbranchus</i> sp.	Syn sp	carnívoro

Tabela 5 Presença e ausência das 149 espécies de peixes nos pontos de coleta ao longo do gradiente longitudinal em igarapés de 1ª a 5ª ordem, durante o período de vazante (bacias dos rios Preto da Eva e Urubu) e início da cheia (bacia do rio Cuieiras). (Veja tabela 1 e tabela 3 para as abreviações dos códigos dos pontos de coleta e das espécies).

Códigos	CUI1	RPE1	URU1	CUI2	RPE2	URU2	CUI3	RPE3	URU3	CUI4	RPE4	URU4	CUI5	RPE5	URU5
Aca cat	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Ace dis	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0
Ace falca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Ace falci	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Ace mar	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Ace nas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Aeq pal	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Age pol	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Ago hal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Amm ele	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0
Amm min	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1
Anc sp7	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0
Anc sp8	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Aph sp	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
Api bar	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Api bo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Api eme	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Api eun	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Api hip	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Api mei	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Api men	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Api pul	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
Api ste	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0
Auc pun	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0
Bat ran	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
Bat vil	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Bel apo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Bou luc	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Bou mac	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Bra ap	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Bra bee	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Bra mic	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0
Bra pin	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
Bra roy	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0

Bra sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Bry cau	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
Bry gia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Bry inp	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
Bry mel	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Bun sp	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
Car mar	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
Car str	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Car stri	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
Cen con	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Cha pau	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1
Cha pte	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0
Chi pun	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
Cop nat	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Cop nig	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Cre alt	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Cre len	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Cre not	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0
Cre spi	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1
Cre wal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
Den sed	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0
Eig tri	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0
Ela jun	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Ela mit	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
Ela pul	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
Ery ery	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
Far smi	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Flu obs	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Gla con	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Gna ste	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
Gym ang	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Gym cat	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Gym ped	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Gym ron	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0
Gym ste	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Hel mar	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0
Hem ana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Hem bel	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
Hem beli	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

Hem gra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Hem ima	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Hem pre	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hem sti	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hem vor	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
Het vir	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Hop goe	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Hop mal	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1
Hyp agu	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1
Hyp cop	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
Hyp gd	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
Hyp het	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Hyp lep	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0
Hyp mel	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0
Hyp neb	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0
Igu gei	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
Igu gra	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Igu spi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Igu var	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Imp pri	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
Itu sp	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lae tha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Lep kla	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Lep omo	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mas aso	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Mel pec	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0
Met arg	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Mic ama	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
Mic bil	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0
Mic ele	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
Mic ter	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Mic wei	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Moe col	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Moe cop	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Moe lep	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
Moe oli	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Mon pol	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Myo koe	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Nan equ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1

Nan har	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
Nan mar	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0
Nan tri	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
Nem pau	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0
Nem zua	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Odo aph	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Oto mur	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Oxy acu	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
Par lon	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1
Par sim	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Phe meg	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Phy ana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0
Pse gra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Pyr bre	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Pyr lae	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Rha que	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rin for	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Rin het	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0
Rin lan	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
Riv com	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Riv obs	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Ser gou	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Ser ser	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Sta gou	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Ste cry	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Ste dui	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0
Ste ele	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Ste mac	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0
Syn mar	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Syn sp	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Tat bru	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Tet cha	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Tet wal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
Tra tra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Tri has	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
Tri joh	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0

Tabela 6 Resultados da Análise de Componentes Principais (PCA) mostrando as variáveis relacionadas às características ambientais dos igarapés, seus escores e a porcentagem de variância explicada pelos dois eixos. Valores marcados em negrito indicam variáveis com escores >0,6.

Variáveis ambientais	PCA1	PCA2
Vazão	0,66	0,53
Oxigênio dissolvido	0,58	0,41
Condutividade	0,19	0,89
pH	0,58	-0,12
Areia	0,73	-0,62
Liteira fina	-0,80	0,28
Liteira grossa	-0,71	0,40
Macrófita	0,26	-0,46
Ácidos húmicos	0,70	0,17
% Variância explicada	38,09	26,83
% Variância acumulada	38,09	64,92

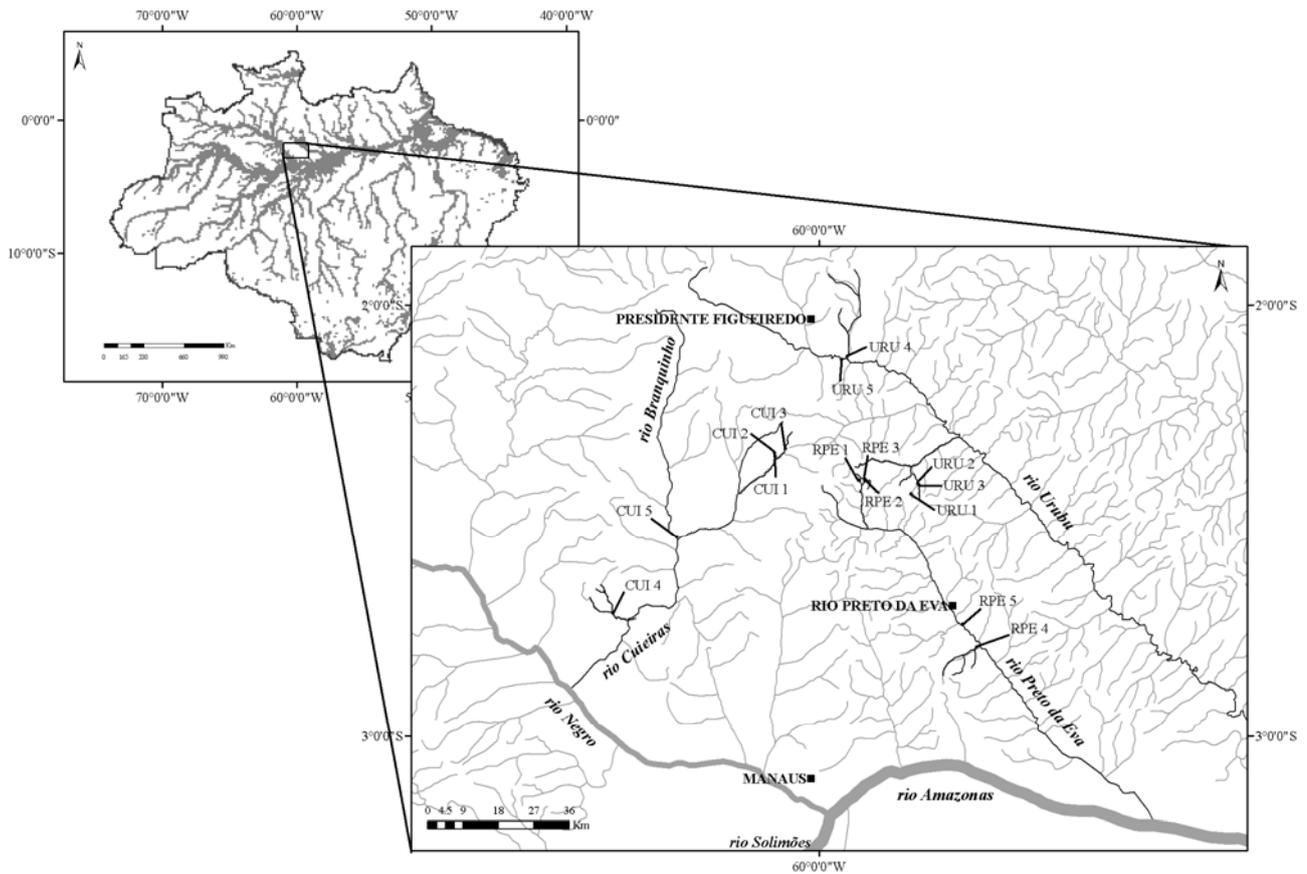


Fig 1 Mapa da rede de drenagem na área de estudo na Amazônia Central, destacando a localização dos 15 pontos de amostragens ao longo das bacias do rio Cuieiras (CUI), rio Preto da Eva (RPE) e rio Urubu (URU). Os números após os códigos das bacias indicam as ordens dos igarapés.

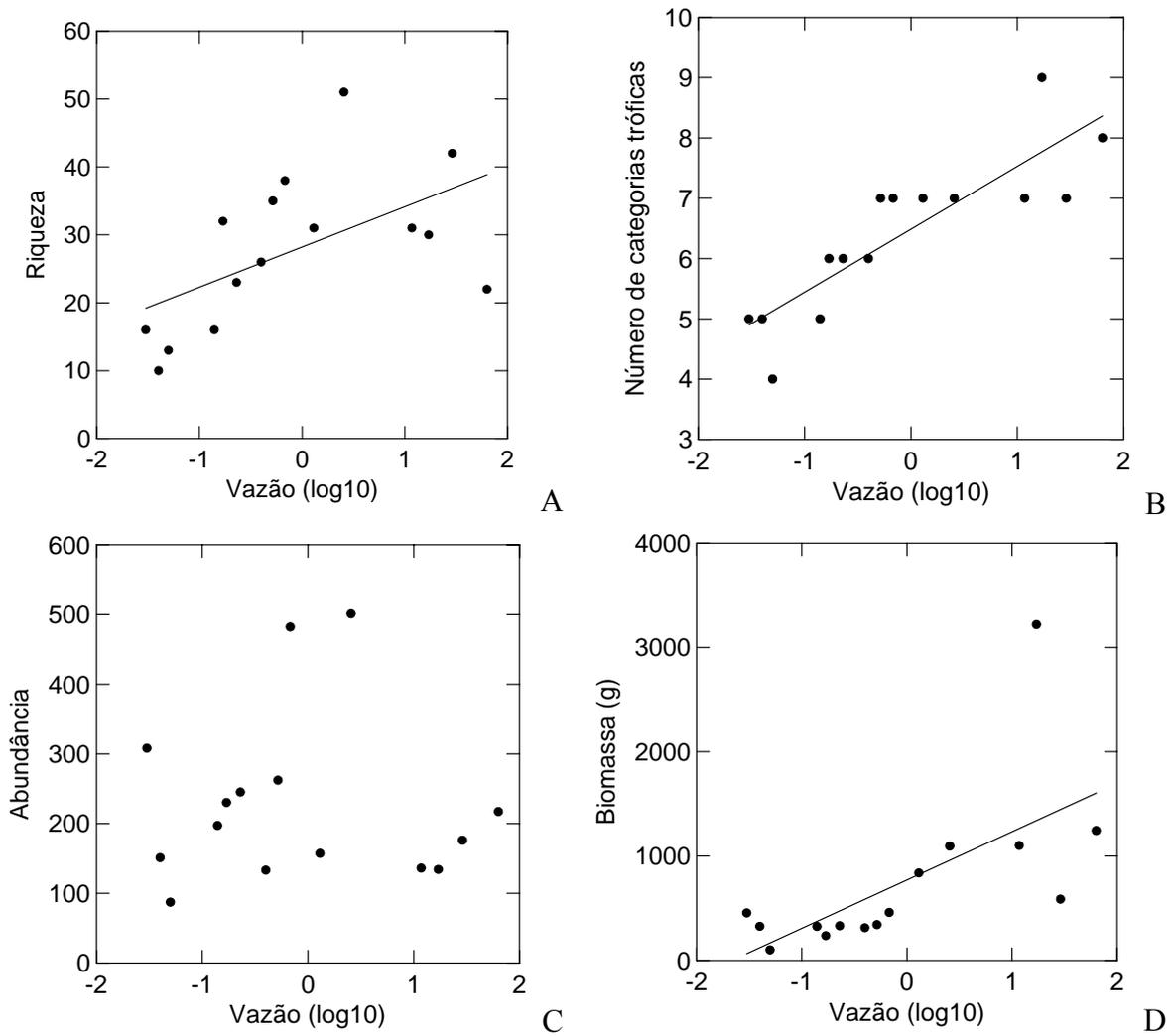


Fig. 2 Relação entre a vazão (log₁₀) e (A) riqueza de espécies ($r^2 = 0,311$, $P = 0,031$), (B) número de categorias tróficas ($r^2 = 0,742$, $P < 0,001$), (C) abundância total (número de exemplares) ($r^2 = 0,001$, $P = 0,929$) e (D) a biomassa total (g) ($r^2 = 0,412$, $P = 0,010$) de peixes de igarapés de 1^a a 5^a ordem nas bacias dos rios Cuieiras, Preto da Eva e Urubu.

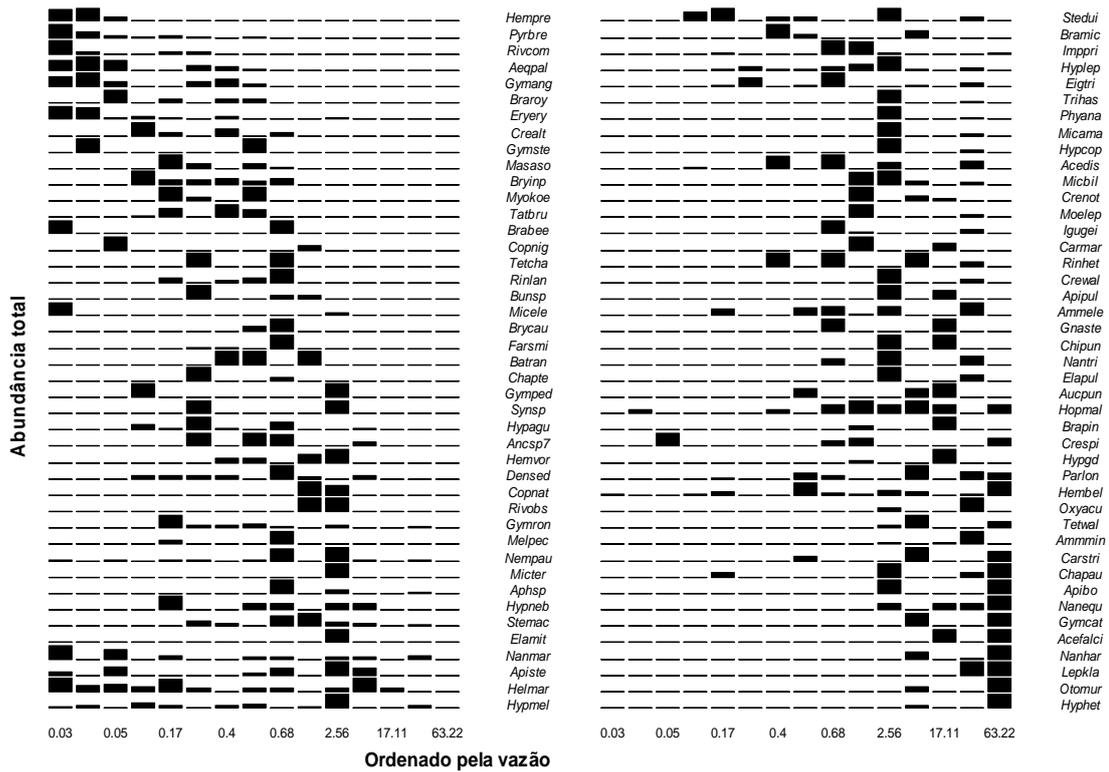
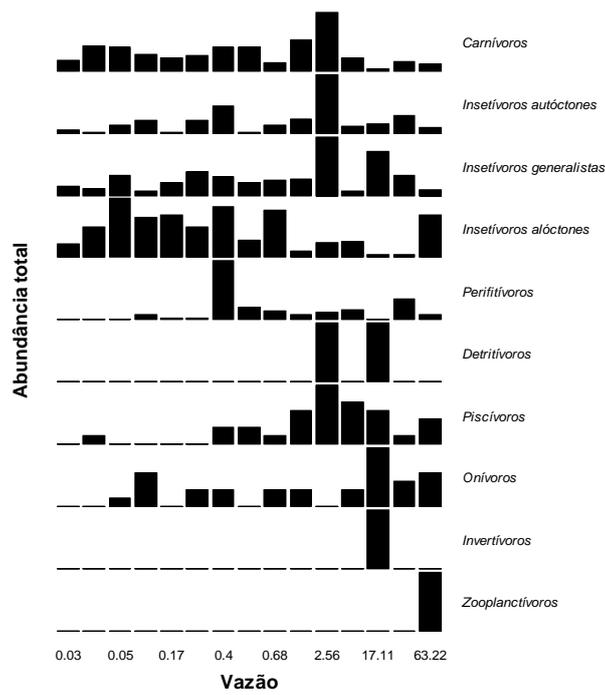
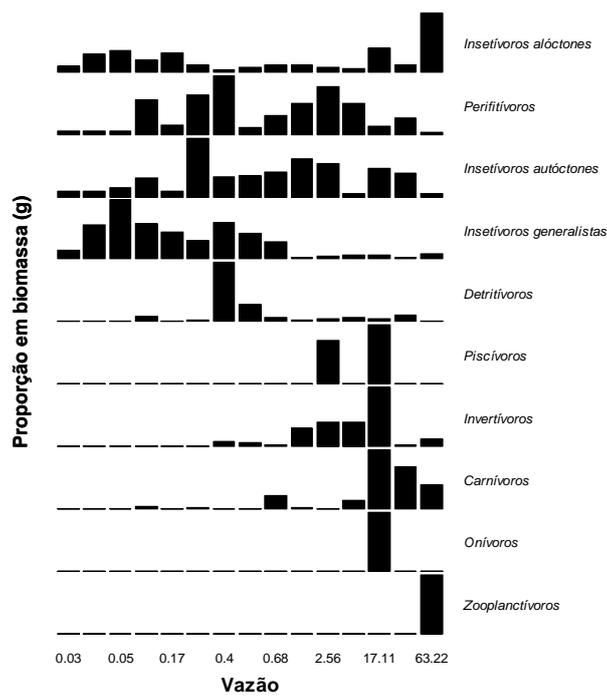


Fig. 3 Distribuição da abundância total das 86 espécies (excluídas espécies de ocorrências únicas) num contínuo longitudinal de igarapés em relação à vazão. Os códigos referentes a cada espécie são fornecidos na Tabela 4.



A



B

Fig. 4 Distribuição da abundância total das categorias tróficas (A) e da proporção de biomassa (B), em relação a um contínuo longitudinal de tamanho dos igarapés (representado por valores de vazão).

Manuscrito a ser submetido para Biotropica

RELAÇÕES ENTRE A DIETA DE PEIXES E A DISPONIBILIDADE DE PRESAS AO LONGO DE UM CONTÍNUO LONGITUDINAL DE IGARAPÉS AMAZÔNICOS

A COMPREENSÃO DA ORGANIZAÇÃO E ESTRUTURA TRÓFICA DE UM ECOSISTEMA DEPENDE DO CONHECIMENTO DA DISPONIBILIDADE DE RECURSOS ALIMENTARES, da dieta dos organismos, e dos mecanismos de interação entre as espécies durante a utilização destes recursos (Uieda & Motta 2007). Muitos peixes são forrageadores seletivos, com preferência alimentar por presas específicas (Mittelbach 2002), embora a ingestão de um tipo de presa dependa de sua abundância no ambiente. Entretanto, quando este recurso não está disponível, os predadores podem satisfazer suas necessidades nutricionais e seus requerimentos energéticos com outros tipos de presa (Stephens & Krebs 1986, Mittelbach 2002). O predador pode forragear em ambientes onde existe uma baixa qualidade energética de presas, mas a abundância das mesmas pode compensar esta deficiência qualitativa (Stephens & Krebs 1986).

As informações disponíveis sobre a dieta de peixes de riachos brasileiros são bastante restritas, quando comparadas à quantidade de estudos existentes sobre o mesmo tema em rios e represas, por exemplo (Esteves & Aranha 1999). Nos igarapés amazônicos o quadro é semelhante, existindo poucos estudos sobre a dieta dos peixes, principalmente quando comparados aos peixes de importância comercial. Há diversos estudos relatando a dieta dos peixes de igarapés (Knopell 1970, Saul 1975, Soares 1979, Henderson & Walker 1986, Silva 1993, Sabino & Zuanon 1998, Bojsen & Barriga 2002, Lima *et al.* 2005, Zuanon *et al.* 2006a, b, Zuanon & Ferreira *no prelo*), mas nenhum deles investigou a relação da dieta com a disponibilidade de recursos alimentares no ambiente. No Brasil, estudos que avaliaram a disponibilidade do recurso alimentar e a dieta de peixes de riachos aparentemente estão restritos à Mata Atlântica (Deus & Petrere-Junior 2003, Rezende 2005, Pinto & Uieda 2007) e a riachos da bacia do rio Iguaçu (Russo *et al.* 2002). Destes, apenas Rezende

(2005) e Pinto & Uieda (2007) determinaram o recurso disponível no ambiente, os demais estudos são baseados em estimativas produzidas por análises baseadas na própria dieta dos peixes.

Na região Neotropical, Angermeier & Karr (1983), estudando pequenos riachos no Panamá, mostraram que os predadores terrestres parecem ser mais importantes do que a disponibilidade de alimento na determinação da distribuição dos peixes nos habitats. Entretanto, a diversidade trófica das comunidades de peixes pode estar relacionada à previsibilidade dos recursos alimentares disponíveis (Angermeier & Karr 1983). Um dos modelos teóricos dominantes a respeito da estrutura e dinâmica de comunidades de riachos é o Conceito de Rio Contínuo (CRC), baseado em estudos desenvolvidos em ambientes temperados e florestados. Este conceito prevê que as abundâncias relativas de diferentes tipos de alimento variam previsivelmente com o tamanho do riacho (Vannote *et al.* 1980). O modelo enfatiza a importância da disponibilidade de alimento para a distribuição e abundância dos organismos que habitam os riachos. A disponibilidade do recurso alimentar e os padrões de consumo são regulados pela geomorfologia fluvial e pelo processamento progressivo da matéria orgânica ao longo da bacia hidrográfica (Vannote *et al.* 1980). Até onde foi possível averiguar, não há estudos publicados sobre padrões de uso de recursos alimentares por peixes ao longo de um sistema de igarapés na Amazônia, o que dificulta uma avaliação da adequação deste modelo teórico para ambientes tropicais sul-americanos.

Os estudos sobre dieta de peixes em igarapés amazônicos têm mostrado que macroinvertebrados constituem o grupo de presas mais importantes nas teias tróficas desses sistemas aquáticos (Knopell 1970, Saul 1975, Soares 1979, Henderson & Walker 1986, Silva 1993). Tais resultados têm servido de suporte para generalizações sobre a importância das relações entre os peixes e a floresta ripária, que caracterizariam uma situação de dependência direta de fontes alóctones de alimento (energia) para a ictiofauna de igarapés (Silva 1993, Sabino & Zuanon 1998, Lowe-McConnell 1999). Entretanto, não se sabe se as relações tróficas envolvendo peixes e macroinvertebrados se mantêm ao longo do contínuo de igarapés, ou se variações na estrutura do ambiente interferem de alguma forma na disponibilidade de presas e/ou na dieta dos peixes. Neste contexto, no presente estudo foi avaliado o uso de macroinvertebrados como presas por duas espécies de caracídeos pelágicos e uma espécie de peixe elétrico bentônico, ao longo de um contínuo longitudinal de igarapés na Amazônia Central. O principal objetivo foi analisar o uso de recursos alimentares por dois grupos funcionais de peixes invertívoros em igarapés de 1^a a 5^a ordem, em relação à disponibilidade de recursos no ambiente.

MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO.—O estudo foi realizado na Amazônia Central, em uma área de planície sedimentar (Goulding *et al.* 2003). Foram amostrados 15 igarapés de 1ª a 5ª ordem (*cf.*, Strahler 1957), pertencentes a três bacias hidrográficas: rio Cuieiras (afluente da margem esquerda do rio Negro), rio Preto da Eva e rio Urubu (afluentes da margem esquerda do rio Amazonas) (veja mapa da região na Fig. 1 do Capítulo 1) (Goulding *et al.* 2003). Os 15 pontos das bacias estudadas (Tabela 1) foram localizados em áreas não degradadas, cobertas por floresta primária contínua e sem histórico de uso recente da terra (veja detalhes da área de estudo no Capítulo 1). As coletas de macroinvertebrados e de peixes foram concomitantes, sendo realizadas durante os meses de junho e julho de 2005 nas cabeceiras (1ª a 3ª ordem) e os meses de junho a outubro de 2006 nos igarapés de 4ª e 5ª ordens; apenas os igarapés do Rio Cuieiras foram amostrados em fevereiro de 2007, por razões logísticas. Em cada igarapé, foi amostrado um trecho de 200 m de extensão, com base nos resultados obtidos por Anjos & Zuanon (2007) para estudos ictiofaunísticos em igarapés na Amazônia Central (para detalhes sobre a ictiofauna presente nos trechos de igarapés estudados, ver Capítulo 1).

ESCOLHA DAS ESPÉCIES DE PEIXES E ANÁLISE DOS RECURSOS ALIMENTARES DISPONÍVEIS.—Para analisar a utilização de recursos alimentares por peixes invertívoros, selecionei as espécies de peixes em função da abundância dos peixes e de sua frequência ao longo do contínuo de igarapés, além da predominância de macroinvertebrados como recurso no contínuo longitudinal. Deste modo, foram escolhidas duas espécies de piabas diurnas, os caracídeos *Hemigrammus bellotti* e *Hyphessobrycon melazonatus*, que forrageiam na coluna d'água capturando insetos que caem na superfície ou que são carregados pela correnteza. A outra espécie foi o peixe elétrico psamófilo *Gymnorhamphichthys rondoni* (Rhamphichthyidae), que busca ativamente suas presas nos interstícios do substrato composto principalmente por areia, durante a noite (Zuanon *et al.* 2006). Com exceção de *G. rondoni*, que não ocorreu em igarapés de 1ª ordem, as duas espécies de piabas ocorreram de 1ª a 5ª ordem. O comprimento padrão médio, o desvio padrão e a amplitude (mínimo-máximo) de tamanho (em mm) das espécies de peixes selecionadas foram: *H. bellotti* (média=23,28 ± 4,22 DP; 15,44-30,36; N=110), *H. melazonatus* (média =23,56 ± 6,04 DP; 11,46-34,76; N=104) e *G. rondoni* (média =95,24 ± 34,44 DP; 38,19-157,00; N=54).

A inclusão de um peixe psamófilo (*G. rondoni*) no estudo também se baseou na representatividade relativa dos tipos de substratos presentes no leito dos igarapés. Areia foi o substrato predominante no contínuo de igarapés amostrados, seguido pela liteira grossa (folhas, galhos finos e fragmentos vegetais) (Fig. 1). Apesar da elevada riqueza de espécies de peixes associadas aos bancos de liteira submersa, todas ocorreram com baixas abundâncias, o que inviabilizou a sua inclusão no presente estudo.

Neste trabalho, o comportamento das espécies estudadas foi imprescindível para a definição dos tipos de micro-habitats que deveriam ser analisados para o levantamento do recurso alimentar disponível (Zuanon *et al.* 2006a, LNC *obs. pess.*). A importância da incorporação do comportamento alimentar dos peixes nos estudos que enfocam a dieta e o alimento disponível no ambiente foi discutida tanto para ecossistemas temperados (Magnusson & Palsson 1991), como tropicais (Pinto & Uieda 2007).

OBTENÇÃO DE AMOSTRAS DE DISPONIBILIDADE DE ALIMENTO: MACROINVERTEBRADOS À DERIVA E BENTÔNICOS.—Os recursos disponíveis (macroinvertebrados terrestres e aquáticos) foram determinados amostrando-se um trecho de 200 m em cada igarapé, antes da obtenção das amostras de peixes, de modo a evitar os possíveis efeitos do distúrbio causado no substrato durante as pescarias. Foram empregados diferentes métodos para a tomada de amostras de macroinvertebrados à deriva e aqueles associados aos bancos de areia no leito dos igarapés.

MACROINVERTEBRADOS A DERIVA NA COLUNA D'ÁGUA.—Foram utilizadas redes de deriva (boca retangular: 15 cm altura x 30 cm largura x 95 cm comprimento; malha= 0,38 mm), dispostas na camada sub-superficial da coluna d'água por períodos de aproximadamente 15 horas (16:00h às 07:00h). O tempo de exposição das redes foi adequado com base em um estudo piloto, no qual verificou-se que não haveria entupimento das malhas e refluxo (perda) do material coletado. Foram empregadas três redes de deriva por segmento de 200 m de igarapé, totalizando 45 amostras em 15 segmentos. As redes de deriva foram dispostas perpendicularmente ao fluxo da água, em locais com velocidade média da corrente de 0,18 - 2,65 m/s e profundidade média de 0,12 - 4,32 m. Ajustes na posição das redes de deriva foram necessários devido às variações nas dimensões dos igarapés amostrados. Nas cabeceiras (igarapés de 1ª a 3ª ordem) as redes de deriva foram posicionadas com auxílio de varas de madeira no centro dos igarapés, enquanto que nos igarapés de 4ª a 5ª ordem, as redes foram colocadas próximo às margens, devido à dificuldade de posicioná-las no meio do canal.

MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS.—Nos igarapés de cabeceiras os macroinvertebrados presentes nos bancos de areia foram coletados durante o período diurno, utilizando um coletor tipo Surber (área: 900 cm²; malha= 1 mm). O coletor foi apoiado no substrato e posicionado contra a corrente, e o substrato foi agitado com auxílio de uma das mãos por três vezes consecutivas. Os macroinvertebrados deslocados por esses movimentos foram carregados pela corrente para o saco coletor. Foram realizadas três coletas no substrato areia por segmento, perfazendo um total de 45 amostras. Nos locais mais profundos, a coleta com o Surber foi realizada durante sessões de

mergulho livre, o que se mostrou eficaz em igarapés de 3ª e 4ª ordens. Nos igarapés de 5ª ordem, a maior velocidade da corrente, a profundidade e a baixa visibilidade inviabilizaram o uso de mergulho; nesta situação, optou-se pelo uso de uma draga do tipo Petersen modificada (área: 148,5 cm²) presa por uma corda. A área total de coleta da draga foi aproximadamente 1/6 menor do que a do Surber. Com o objetivo de permitir uma comparação quantitativa das amostras obtidas com os dois aparelhos de coleta, foram realizadas estimativas visuais do volume de areia coletado com o Surber e com a draga. Neste caso, amostras de areia obtidas com draga foram adicionadas até compor um volume equivalente ao de uma amostra coletada com o Surber.

Imediatamente após as coletas, o material obtido (material retido nas redes de deriva, e amostras de substrato arenoso) foi fixado em álcool 70%. No laboratório de Sistemática e Ecologia de Peixes do INPA, o material foi triado e os insetos identificados ao nível taxonômico de família, outros invertebrados foram identificados ao nível de ordem ou classe, seguindo Merritt & Cummins (1996), Pes *et al.* (2005) e Costa *et al.* (2006). Espécimes-testemunho do material coletado foram depositados na Coleção de Invertebrados do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.

COLETA DOS PEIXES, ANÁLISE DE CONTEÚDO ESTOMACAL E ANÁLISE DAS RELAÇÕES COM A DISPONIBILIDADE DE ALIMENTO.—Após a coleta dos macroinvertebrados, os peixes foram capturados utilizando diferentes métodos de coleta, principalmente com o emprego de puçás, peneiras e arrastos com rede (ver Capítulo 1). Os peixes coletados foram sacrificados com uma dose letal de anestésico (Eugenol, *cf.*, American Veterinary Medical Association 2001), e espécimes-testemunho foram depositados na Coleção de Peixes do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Em laboratório, os peixes tiveram a cavidade ventral aberta, o estômago foi retirado e seu conteúdo analisado em placas de Petri, sob microscópio estereoscópico. Para a quantificação dos tipos de presas nos conteúdos estomacais e nas amostras de disponibilidade, foi utilizado o método de frequência numérica dos itens alimentares (nº de exemplares de cada tipo de presa, em relação ao número total de presas encontradas nas amostras, expresso em porcentagem; *cf.*, Hyslop 1980). Este método foi adotado por ser apropriado para comparar a disponibilidade dos invertebrados do meio ambiente com as ocorrências nos estômagos, quando é possível quantificar com certa precisão os itens alimentares obtidos nos dois tipos de amostras.

ANÁLISE DE DADOS.—Proporções da abundância dos principais grupos de macroinvertebrados presentes nas amostras de deriva e de substrato arenoso foram utilizadas para comparar o alimento disponível no ambiente e o efetivamente ingerido pelos peixes, por meio do Índice de Eletividade de Ivlev (1961), $E = \frac{r_i - P_i}{r_i + P_i}$; onde: r_i = porcentagem de cada item no conteúdo estomacal e P_i = porcentagem de cada item no ambiente. Os resultados têm limites de -1 a +1, apresentando eletividade positiva quando o resultado é > 0 , ausência de eletividade quando o valor é zero, e

eletividade negativa quando $\epsilon < 0$. Neste estudo, os valores iguais ou maiores do que 0,6 foram considerados como eletividade alta (preferência).

Em função da alta diversidade de organismos presentes nas amostras de macroinvertebrados (disponibilidade e dieta), os valores de abundância dos diferentes tipos de presas foram ordenados por meio de uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA, na sigla em inglês). A matriz de dissimilaridade utilizada na ordenação foi construída utilizando o índice de Bray-Curtis, com as abundâncias dos tipos de presas em cada ponto de coleta previamente transformadas pelo método de Divisão pela Soma. Para determinar se a disponibilidade do recurso alimentar e a dieta foram relacionadas com o tamanho dos igarapés (representado pelos valores de vazão), foram realizadas correlações de Pearson entre os dados de vazão e os eixos do PCoA (Tabela 1), para disponibilidade e dieta. As correlações entre os dados de disponibilidade de macroinvertebrados presentes na deriva e a dieta foram realizadas utilizando somente as informações referentes à disponibilidade de recursos onde as espécies ocorreram (veja dados de presença e ausência na Tabela 5 do Capítulo 1).

Os valores de vazão foram previamente transformados em log base 10, devido às diferenças de ordem de grandeza entre os igarapés de 1ª a 5ª ordem (Ferreira 1997). Para a realização da PCoA foi utilizado o programa de estatística R (R Development Core Team 2007). As correlações foram realizadas com o programa SYSTAT 8.0 (Wilkinson 1998), e consideradas significativas para valores de $P \leq 0,05$.

RESULTADOS

RECURSOS ALIMENTARES DISPONÍVEIS: MACROINVERTEBRADOS À DERIVA E EM SUBSTRATO DE AREIA EM IGARAPÉS DE 1ª A 5ª ORDEM.—Os insetos foram o recurso alimentar dominante nas amostras, tanto à deriva quanto no substrato de areia, com 11 ordens (Tabela 2). A abundância total (número de exemplares) dos táxons encontrados mostrou que as larvas aquáticas de Chironomidae (Diptera) foram o recurso mais abundante na areia e nas amostras de deriva o recurso mais abundante foi Leptoceridae (Trichoptera) (Tabela 1). Em geral, o recurso disponível tanto na areia (86,36%) quanto à deriva (84,61%) foi predominantemente de origem autóctone. A coleta do recurso disponível nas 15 amostras de areia resultou na captura de 406 exemplares, distribuídos em 11 táxons, sendo a maior abundância de larvas de quironomídeos (212, ou 52,21%) (Tabela 2). O recurso disponível nas 15 amostras de rede de deriva somou 2656 exemplares, distribuídos em todos os táxons coletados, com exceção de Ptilodactilydae, Polythoridae e Hirudinea. A maior abundância nessas amostras foi de larvas de Trichoptera da família Leptoceridae (449, ou 16,90%)

e Hydropsychidae (388, ou 14,6%), seguida de larvas de quironomídeos (425, ou 16,00%) (Tabela 2).

DIETA DOS PEIXES E SUA RELAÇÃO COM O RECURSO ALIMENTAR DISPONÍVEL.—*Hemigrammus bellotti*, *Hyphessobrycon melazonatus* e *Gymnorhamphichthys rondoni* consumiram principalmente larvas de insetos aquáticos. A dieta de *H. bellotti* e *H. melazonatus* mostrou que formigas e aranhas foram os únicos itens de origem alóctone. Itens de ocorrência pontual e/ou ocasional na dieta de *H. bellotti* foram Collembola, Hemiptera, Heteroptera, Lepidoptera e Megaloptera. Na dieta de *H. melazonatus* os itens pontuais e/ou ocasionais foram: Collembola, Hemiptera, Lepidoptera e Isoptera (Tabela 3). *Gymnorhamphichthys rondoni* consumiu apenas itens de origem autóctone, com a ocorrência ocasional de ácaros e larvas de Trichoptera (Tabela 3). *Hemigrammus bellotti* e *Hyphessobrycon melazonatus* consumiram larvas de Hymenoptera (formigas) e Diptera (Chironomidae) em todas as ordens de igarapés; de forma análoga, *G. rondoni* consumiu larvas de Diptera (Chironomidae) em todas as ordens de igarapés que estava presente (Tabela 3).

O índice de eletividade mostrou que em todas as situações em que o gráfico indicou ausência de eletividade (valor igual a zero), o item consumido não foi amostrado no ambiente (Fig. 2, 3 e 4). Os exemplares de *H. bellotti* mostraram uma clara preferência por Hymenoptera (formigas), consumindo proporções maiores do que o disponível nos igarapés de 1ª a 5ª ordem (Fig. 2). Esta piaba apresentou aumento na preferência por Coleoptera e Diptera com o aumento do tamanho dos igarapés (representado pela vazão) (Fig. 2). A dieta de *H. melazonatus* foi bastante semelhante à de *H. bellotti* e também apresentou preferência por formigas (Fig. 3). Ao contrário de *H. bellotti*, os valores de eletividade de *H. melazonatus* para larvas de Diptera diminuíram com o aumento da ordem dos igarapés (Figs. 2 e 3). *Gymnorhamphichthys rondoni* mostrou preferência por larvas de Ephemeroptera, mas também apresentou eletividade positiva para larvas de Diptera e uma aparente diminuição gradativa da eletividade para Coleoptera com o aumento da ordem dos igarapés (Fig. 4).

RELAÇÕES ENTRE A VAZÃO, DISPONIBILIDADE DE PRESAS E DIETA DOS PEIXES AO LONGO DO CONTÍNUO DE IGARAPÉS.—Os resultados das correlações entre a composição em abundância dos diferentes tipos de presas potenciais nas amostras de recursos à deriva (representados pelo primeiro eixo da PCoA) e a vazão não foram significativos (*H. bellotti*: $r=0,168$, $P>0,05$; *H. melazonatus*: $r=0,026$, $P>0,05$). O mesmo ocorreu com as correlações entre a composição da dieta das piabas que consumiram itens à deriva e a vazão (*H. bellotti*: $r=0,167$, $P>0,05$; *H. melazonatus*: $r=0,404$, $P>0,05$). A correlação entre a composição em abundância das presas potenciais encontradas nas amostras do substrato de areia (representada pelo primeiro eixo de PCoA) e a vazão também não

foi significativa ($r=-0,621$, $P>0,05$), o que também ocorreu com a correlação entre a composição da dieta de *G. rondoni* e a vazão ($r=-0,397$, $P>0,05$).

DISCUSSÃO

RECURSOS ALIMENTARES DISPONÍVEIS EM IGARAPÉS DE 1ª A 5ª ORDEM: MACROINVERTEBRADOS À DERIVA E BENTÔNICOS.—Os resultados mostraram que em igarapés de 1ª a 5ª ordem, grande parte do recurso disponível (carreado à deriva e presente no substrato areia) foi constituído por larvas de insetos aquáticos. Estes resultados corroboram outros estudos em ambientes neotropicais (e.g., Britain & Eikeland 1988) e na Amazônia (Cargnin-Ferreira & Forsberg 2000, Bojsen 2002). Os organismos dominantes na fauna à deriva foram larvas de quironomídeos e tricópteros. Estudos sobre a composição da fauna de macroinvertebrados à deriva encontraram quironomídeos e efemerópteros (Baetidae) como grupos dominantes em riachos da Costa Rica (Pringle & Ramirez 1998) e da Mata Atlântica (Callisto & Goulart 2005). O fato de larvas de tricópteros predominarem em igarapés amazônicos provavelmente deve-se à grande diversidade deste grupo de insetos na bacia Amazônica (Pes 2001). Neste sentido, é surpreendente que a participação de tricópteros na dieta das espécies analisadas no presente estudo tenha sido tão baixa, o que será discutido mais adiante.

As amostras de presas potenciais obtidas no substrato de areia foram qualitativamente e quantitativamente mais pobres do que aquelas obtidas à deriva, um padrão anteriormente observado em igarapés de cabeceiras (1ª a 3ª ordem) na Amazônia Central (Fidelis *et al. no prelo*). Tal fato pode ser considerado previsível, e provavelmente se deve ao acúmulo na coluna d'água, de organismos típicos de diferentes tipos de substratos, varridos pela correnteza ou arrastados para o igarapé por chuvas, ventos e enxurradas, resultando em um rico suprimento de presas potenciais para os peixes.

DIETA DOS PEIXES E SUA RELAÇÃO COM OS RECURSOS ALIMENTARES DISPONÍVEIS.—Os igarapés de 1ª a 5ª ordem ofereceram uma variedade de presas potenciais, representadas por pelo menos 47 famílias de insetos e oito de outros grupos de organismos. Apesar dessa variedade e abundância de recursos fornecidos pelo sistema de igarapés, as piabas que se alimentaram de presas capturadas à deriva, assim como o peixe elétrico que forrageia junto ao substrato, consumiram poucos grupos de macroinvertebrados, o que indica a preferência por alguns tipos de presas. As piabas *H. bellotti* e *H. melazonatus* apresentaram alta seletividade para formigas, e provavelmente se especializaram em capturar insetos que caem na superfície da água. Os caracídeos em geral, são peixes que buscam suas presas visualmente e reagem rapidamente quando algo cai na superfície, quase sempre

capturando a presa de imediato (Géry 1977). Estudos sobre a alimentação de peixes têm demonstrado que várias espécies de caracídeos dependem de recursos alimentares derivados das matas ciliares (Lowe-McConnell 1999, Dufech *et al.* 2003, Gracioli *et al.* 2003, Rezende & Mazzoni 2003). Rezende & Mazzoni (2006) observaram que a dieta do caracídeo *Bryconamericus microcephalus* variou de acordo com a cobertura vegetal. Nas áreas sem cobertura florestal, caracterizada pelo predomínio de gramíneas e arbustos marginais, *B. microcephalus* consumiu principalmente itens de origem autóctone, em contraste com as áreas de dossel fechado, onde houve o consumo de organismos tanto alóctones quanto autóctones.

Balanceando custos e benefícios, predadores podem otimizar seu forrageamento em função da qualidade das presas (Stephens & Krebs 1986, Mittelbach 2002). A seletividade alimentar pode estar relacionada com a qualidade e o tamanho das presas. As presas selecionadas pelas espécies de peixes do presente estudo são proporcionalmente grandes, como efemerópteros e formigas. Deste modo, é possível que este recurso seja selecionado também em função da energia absoluta contida nas presas. Além do maior tamanho, quando comparada a uma larva de quironomídeo, as formigas são os invertebrados que compõem a maior biomassa de origem animal nas florestas tropicais (Sousa & Brown 1994), o que poderia explicar a seletividade para este tipo de presa. Além das formigas que são carregadas pela corrente, a capacidade natatória das piabas pode estar colaborando para a seletividade por formigas. *Hemigrammus bellotti* e *H. melazonatus* ocupam principalmente áreas marginais nos igarapés de 4ª e 5ª ordens (L.N.C. observação pessoal), o que supostamente permite às piabas estarem mais próximas da influência direta da vegetação marginal (uma vez que o dossel da floresta não cobre o espelho d'água como nos igarapés de pequena ordem - ver Capítulo 1), ou seja, mais próximas da fonte de recursos.

A dieta de *G. rondoni* em igarapés amazônicos, em um estudo realizado por Zuanon *et al.* (2006a), mostrou que os itens mais consumidos foram os mesmos do presente estudo (larvas de dípteros e coleópteros), e a variação observada ocorreu em função da ocorrência ocasional de presas de menor importância na dieta. Tal fato reforça a hipótese de ocorrência de uma forte seletividade no consumo de presas por esta espécie de peixe elétrico, possivelmente como reflexo de sua especialização para a vida nos bancos de areia dos igarapés e rios amazônicos (Zuanon *et al.* 2006a).

Estudos que abordaram a disponibilidade de recursos alimentares e a dieta de peixes de riachos brasileiros mostraram que a preferência alimentar pode variar com a idade do peixe (*e.g.*, Rezende 2005), com a sazonalidade (*e.g.*, Pinto & Uieda 2007) e com a ordem do riacho (presente estudo). Este cenário indica que estudos adicionais devem abordar estes parâmetros para melhor determinar os padrões relativos ao consumo de recursos por peixes em riachos de floresta neotropical.

RELAÇÕES ENTRE VAZÃO, DISPONIBILIDADE DE RECURSOS ALIMENTARES E DIETA DOS PEIXES AO LONGO DO CONTÍNUO DE IGARAPÉS.—A ausência de correlações significativas entre a composição em abundância das presas potenciais e a vazão revela que outros fatores possuem papel mais importante na produtividade do sistema. Alguns estudos têm mostrado que a riqueza de macroinvertebrados é fortemente correlacionada com o tamanho dos riachos (Callisto & Goulart 2005, Melo & Froehlich 2001), mas aparentemente as mudanças em composição dessa fauna ao longo do contínuo de igarapés não são previsíveis. Três hipóteses são aventadas para explicar essa ausência de correlações. É possível que as amostras de invertebrados à deriva não representem adequadamente as mudanças que ocorrem nessa fauna ao longo dos igarapés. A composição do conjunto de invertebrados à deriva deve resultar de uma combinação de fatores ambientais diversos, atuando de maneira estocástica ao longo do contínuo de igarapés. Por outro lado, é possível que a análise da dieta ao nível de ordens, como realizada no presente trabalho, não represente adequadamente a diversidade de invertebrados presentes nas amostras, o que explicaria a aparente ausência de correlações significativas. Finalmente, amostras de presas potenciais associadas ao substrato de areia dos igarapés podem representar conjuntos bastante especializados de espécies, que não se alterariam significativamente com o aumento de tamanho dos igarapés. É possível que a análise conjunta de amostras de invertebrados nos diferentes tipos de substratos presentes nos igarapés represente uma maneira mais efetiva de se analisar mudanças na disponibilidade de presas potenciais para peixes, o que necessita ser investigado.

A composição em abundância da dieta das três espécies de peixes investigadas no presente estudo também não foi correlacionada com a vazão. Pinto & Uieda (2007), estudando a existência de preferência alimentar por peixes insetívoros de riachos da Mata Atlântica, concluíram que o consumo de insetos de grupos taxonômicos pouco abundantes pelos peixes durante o período chuvoso poderia ser relacionado ao aumento da vazão, que reduziria a eficiência de captura dos peixes e os forçaria a adotar uma dieta menos seletiva. No presente estudo, realizado predominantemente durante o período de vazante, tal explicação não parece plausível. Entretanto, é possível que uma baixa disponibilidade de presas em geral, possa produzir padrões semelhantes de baixa seletividade de presas entre peixes de igarapés, com poucos tipos de presas dominantes e diversos grupos de presas acessórias na dieta.

A baixa participação de Trichoptera na dieta dos peixes examinados, a despeito de sua abundância como presas potenciais, também merece ser comentada. É possível que os diferentes tipos de abrigos produzidos por esse grupo de insetos (*e.g.*, Pes 2001) represente um empecilho ao seu consumo pelas espécies de peixes analisadas. Em ambientes de corredeiras do rio Xingu, Zuanon (1999) registrou o consumo freqüente de Trichoptera por diversos grupos de peixes

reofílicos, que apresentavam adaptações anatômicas que permitiam a quebra dos abrigos de areia construídos pelos insetos. Neste sentido, uma análise mais abrangente das espécies de peixes de igarapés poderá revelar a presença de especialistas no consumo desse grupo de insetos, o que necessita ser estudado. No presente estudo, isto não foi possível em função da baixa ocorrência de espécies de peixes que estivessem presentes ao longo de todo o contínuo de igarapés estudados (de 1ª a 5ª ordem).

CONSIDERAÇÕES FINAIS.—Todas as espécies aqui estudadas apresentaram preferência por algum tipo de presa, entretanto, também consumiram presas em proporções semelhantes à sua disponibilidade no ambiente, como as larvas de dípteros quironomídeos. O consumo de presas abundantes pode indicar que estas espécies, apesar de serem seletivas, apresentam alguma plasticidade alimentar, adequando suas preferências às flutuações da disponibilidade de alimento (Zaret & Rand 1971). Além disso, o consumo de presas abundantes representa uma forma de forrageamento ótimo, em função do menor dispêndio de energia na procura e seleção de presas (Stephens & Krebs 1986).

As espécies de piabas selecionaram fontes alóctones para consumo em diferentes ordens de igarapés, o que implica que o aporte deste tipo de recurso pode ser constante e previsível. Sendo assim, os recursos provenientes da mata ripária parecem ter elevada importância não apenas em igarapés de pequena ordem, mas também em igarapés maiores (4ª e 5ª ordens). Neste caso, a importância dos recursos alóctones, conforme apresentada no Conceito do Rio Contínuo, estaria subestimada para os sistemas de igarapés da Amazônia Central. Estudos adicionais que considerem variações espaciais e temporais na disponibilidade de recursos, em uma escala mais ampla, poderão proporcionar uma melhor compreensão da dinâmica do uso de recursos por peixes neotropicais em sistemas de riachos de floresta.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao INPA, FUNASA, Instituto de Pesquisas Ecológicas (IPÊ) pelo suporte logístico. LNC recebeu bolsa do CNPq e do Programa BECA-IEB (, B/2006/01/BDP/05, Fundação Gordon e Betty Moore). Este trabalho também contou com o fomento de projetos vinculados a FAPEAM, CNPq e Fundação “O Boticário” de Proteção à Natureza pelo financiamento das excursões a campo. Ao IBAMA pela permissão de coleta (Processo nº: 02005.002640/04-18). Fabiola Ártemis S. do Valle, Luana Fidélis e Jefferson Silva pelo auxílio na identificação dos invertebrados. Rafael Arruda pelos conselhos e supervisão das análises estatísticas. Esta publicação é uma contribuição da série técnica do PDBFF e do Projeto Igarapés.

LITERATURA CITADA

- AMERICAN VETERINARY MEDICAL ASSOCIATION. 2001. Report of the AVMA panel on euthanasia. JAVMA 218: 669-696.
- ANGERMEIER, P. L., E J. R. KARR. 1983. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Env. Biol. Fish.* 9: 117-135.
- BAPTISTA, D. F., D. F. BUSS, L. F. M. DROVILLÉ, E J. L. NESSIMIAN. 2000. Diversity and habitat preference of aquatic insects along the longitudinal gradient of the Macaé river basin, Rio de Janeiro, Brazil. *Rev. Bras. Biol.* 61: 249-258.
- BRITAIN, J. E., E T. J. EIKELAND. 1988. Invertebrate drift - A review. *Hydrobiologia* 166: 77-93.
- BOJSEN, B. H. 2002. Effects of deforestation on fish and the biological structure in Neotropical lowland streams. Ph.D. thesis. University of Copenhagen, Denmark.
- BOJSEN, B. H., E R. BARRIGA. 2002. Effects of deforestation on fish community structure in Ecuadorian Amazon streams. *Freshw. Biol.* 47: 2246-2260.
- CALLISTO, M., E M. GOULART. 2005. Invertebrate drift along a longitudinal gradient in a Neotropical stream in Serra do Cipó National Park, Brazil. *Hydrobiologia* 539: 47-56.
- FERREIRA, A. M. 1997. Transformações de dados em medidas de semelhança e suas interpretações ecológicas. *Rev. Bras. Ecol.* 1: 111-114.
- FORSBERG, B. R., E E. CARGNIN-FERREIRA. 2000. Trophic structure of macroinvertebrate communities in the Jaú River system (Central Amazon, Brazil). *Braz. J. Ecol.* 3: 2-8.
- COSTA, C., S. IDE, E C. E. SIMONKA. 2006. Insetos Imaturos - Metamorfose e Identificação. Editora Holos, São Paulo.
- DEUS, C. P., E M. PETRERE-JÚNIOR. 2003. Seasonal diet of seven fish species in an Atlantic rainforest stream in Southeastern Brazil. *Braz. J. Biol.* 63: 579-588.
- DUFECH, A. P. S., M. A. AZEVEDO, E C. B. FIALHO. 2003. Comparative dietary analysis of two populations of *Mimagoniates rhocharis* (Characidae: Glandulocaudinae) from two streams of Southern Brazil. *Neotrop. Ichthyol.* 1: 67-74.
- ESTEVES, K. E., E J. M. R. ARANHA. 1999. Ecologia trófica de peixes de riachos. *In* E. P. Caramaschi, R. Mazzoni e P. R. Peres-Neto (Eds.). *Ecologia de Peixes de Riachos. Série Oecologia Brasiliensis*, pp. 157-182. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro.
- FIDELIS, L., J. L. NESSIMIAN, E N. HAMADA. (no prelo). Distribuição espacial de insetos aquáticos em igarapés de pequena ordem na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 38.

- GÉRY, J. 1970. Characoids of the world. T.F.H. Publications, Neptune City.
- GOULDING, M., R. BARTHEM, E E. FERREIRA. 2003. The Smithsonian Atlas of the Amazon. Smithsonian Press, Washington.
- GRACIOLLI, G. M., A. AZEVEDO E F. A. G. MELO. 2003. Comparative study of the diet of Glandulocaudine and Tetragonopterinae (Ostariophysi: Characidae) in a small stream in southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38: 95-110.
- HENDERSON, P.A. E I. WALKER. 1986. On the leaf litter community of the Amazonian blackwater stream Tarumazinho. *J. Trop. Ecol.* 2: 1-17.
- HYSLOP, E. J. 1980. Stomach contents analysis- a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17: 411-429.
- IVLEV, V. S. 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale University Press, New Haven.
- LIMA, F. C. T., L. RAMOS, T. BARRETO, A. CABALZAR, G. TENÓRIO, A. BARBOSA, F. TENÓRIO, E A. S. RESENDE. 2005. Peixes do Alto Tiquié. *In* A. Cabalzar (Ed.). Peixe e gente no Alto Rio Tiquié: Conhecimentos Tukano e Tuyuka, ictiologia e etnologia, pp. 111-282. Instituto Socioambiental, São Paulo.
- LOWE-MCCONNEL, R. H. 1999. Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais. Edusp, São Paulo.
- MAGNUSSON, K. G., E O. K. PALSSON. 1991. Predator-prey interactions of cod and capelin in Iceland waters. *ICES Marine Science Symposium* 193: 153-170.
- MELO, A. S., E C. G. FROEHLICH. 2001. Macroinvertebrates in neotropical streams: richness patterns along a catchment and assemblage structure between 2 seasons. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 20: 1-16.
- MENDONÇA, F. P., W. E. MAGNUSSON, E J. ZUANON. 2005. Relationships between habitat characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. *Copeia*. 4: 750-763.
- MERRITT, R. W., E K. W. CUMMINS. 1996. An Introduction to the Aquatic Insects of the North America. Kendall/Hunt Publishing Destespany, Dubuque, Iowa.
- MITTELBACH, G. C. 2002. Fish foraging and habitat choice: a theoretical perspective. *In* P. J. B. Hart e J. D. Reynolds (Eds.). *Handbook of Fish and Fisheries*, pp. 251-266. Blackwell Science, Oxford.
- PES, A. M. O. 2001. Taxonomia e estrutura de comunidade de Trichoptera (Insecta) no município de Presidente Figueiredo, Amazonas, Brasil. Dissertação de Mestrado. INPA/UA, Manaus, Brasil.

- PES, A. M. O., N. HAMADA, E J. L. NESSIMIAN. 2005. Chaves de identificação de larvas para famílias e gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central, Brasil.
- PINTO, T. L. F., E V. S. UIEDA. 2007. Aquatic insects selected as food for fishes of a tropical stream: Are there spatial and seasonal differences in their selectivity? *Acta Limnol. Bras.* 19: 67-78.
- PRINGLE, C. M., E A. RAMIREZ. 1998. Use of both benthic and drift sampling techniques to assess tropical stream invertebrate communities along an altitudinal gradient, Costa Rica. *Freshw. Biol.* 39: 359–373.
- REZENDE, C. F. 2005. Ecologia trófica de *Bryconamericus microcephalus* (Miranda-Ribeiro, 1908) (Characiformes, Characidae) em um riacho de Mata Atlântica, Ilha Grande-RJ. Dissertação de Mestrado. Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ), Rio de Janeiro, Brazil.
- REZENDE, C. F., E R. MAZZONI. 2003. Aspectos da alimentação de *Bryconamericus microcephalus* (Characiformes, Tetragonopterinae) no Córrego Andorinha, Ilha Grande-RJ. *Biota Neotrop.* v3 (n1) – <http://www.biotaneotropica.org.br/v3n1/pt/abstract?short-communication+BN01603012003>
- REZENDE, C. F., E R. MAZZONI. 2006. Contribuição da matéria autóctone e alóctone para a dieta de *Bryconamericus microcephalus* (Miranda-Ribeiro) (Actinopterygii, Characidae), em dois trechos de um riacho de Mata Atlântica, Rio de Janeiro, Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 23: 58-63.
- RUSSO, M. R., A. FERREIRA E R. M. DIAS. 2002. Disponibilidade de invertebrados aquáticos para peixes bentófagos de dois riachos da bacia do rio Iguaçu, Estado do Paraná, Brasil. *Acta Sci.* 24: 411-417.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2007. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- SABINO, J., E J. ZUANON. 1998. A stream fish assemblage in Central Amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 8: 201-210.
- SANTOS, G. M., E E. J. G. FERREIRA. 1999. Peixes da Bacia Amazônica. *In* R. H. Lowe-McConnell (Ed.). *Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais*, pp. 345-373. Edusp, São Paulo.
- SAUL, W. G. 1975. An ecological study of fishes at a site in upper Amazonian Ecuador. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phi.* 127: 93-134.
- SILVA, C. 1993. Alimentação e distribuição espacial de algumas espécies de peixes do igarapé do Candiru, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 23: 271-285.
- SOARES, M. G. M. 1979. Aspectos ecológicos (alimentação e reprodução) dos peixes do igarapé do Porto, Aripuanã, MT. *Acta Amazonica* 9: 325-352.

- SOUSA, O. G. F., E V. BROWN. 1994. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *J. Trop. Ecol* 10: 197-206.
- STRAHLER, A. N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Trans. Am. Geophys. Union*. 38: 913-920.
- STEPHENS, D. W., E J. R. KREBS. 1986. Foraging theory. Princenton University Press, Princenton.
- UIEDA, V. S., E R. L. MOTTA. 2007. Trophic organization and food web structure of southeastern Brazilian streams: a review. *Acta Limnol. Bras.* 19: 15-30.
- VANNOTE, R. L., G. W. MINSHALL., K. W. CUMMINS, J. R. SEDELL, E C. E. CUSHING. 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37:130-137.
- WENTWORTH, C. K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *J. Geol.* 30: 377-392.
- WILKINSON, L. 1998. SYSTAT: the System for Statistics. SYSTAT Inc., Evanston, Illinois.
- ZARET, T. M., E A. S RAND. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology* 52: 3336-3342.
- ZUANON, J. A. S. 1999. História natural da ictiofauna de corredeiras do rio Xingu, na região de Altamira, Pará. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil.
- ZUANON, J., F. A. BOCKMANN, E I. SAZIMA. 2006a. A remarkable sand-dwelling fish assemblage from central Amazonia, with comments on the evolution of psammophily in South American freshwater fishes. *Neotrop. Ichthyol.* 4: 107-118.
- ZUANON, J., L. N. CARVALHO, E I. SAZIMA. 2006b. A chamaeleon characin: the plant-clinging and colour-changing *Ammocryptocharax elegans* (Characidiinae: Crenuchidae). *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 17: 225-232.
- ZUANON, J., E E. FERREIRA. (no prelo). Feeding ecology of fishes in the Brazilian Amazon - a naturalistic approach. *In* J. E. P. Cyrino, D. Bureau, e B. G. Kapoor (Eds.). *Feeding and Digestive Functions of Fishes*. Science Publishers, Inc., USA.

TABELA 1. Localização dos pontos de coleta e as respectivas ordens (1^a a 5^a) dos igarapés nas bacias de drenagem dos rios Cuieiras (CUI), Preto da Eva (RPE) e Urubu (URU) na Amazônia Central. Valores de vazão e dos eixos de PCoA usados nas correlações.

Pontos	Latitude (S)	Longitude (W)	Vazão (m ³ /s)
CUI 1	2,34970	60,10045	0,05
RPE 1	2,40582	59,89561	0,04
URU 1	2,43628	59,78928	0,03
CUI 2	2.34132	60,10266	0,23
RPE 2	2.40421	59,89561	0,14
URU 2	2.41481	59,77330	0,17
CUI 3	2.33170	60,07767	0,68
RPE 3	2.40679	59,89511	0,40
URU 3	2.41286	59,77423	0,52
CUI 4	2.71277	60,47228	1,30
RPE 4	2.79300	59,63917	2,56
URU 4	2.11786	59,93500	11,76
CUI 5	2.53616	60,32585	17,11
RPE 5	2.74078	59,67142	29,00
URU 5	2.12600	59,94822	63,22

TABELA 2. Abundância total (número de exemplares) e origem (autóctone ou alóctone) dos táxons encontrados em amostras de substrato de areia e à deriva em igarapés de 1ª a 5ª ordem na Amazônia Central.

Táxons	Origem	Areia	Deriva
COLEOPTERA			
Curculionidae	Alóctone	5	12
Dryopidae	Autóctone	0	1
Dytiscidae	Autóctone	0	44
Elmidae	Autóctone	27	224
Gyrinidae	Autóctone	0	7
Hydrophilidae	Autóctone	0	10
Noteridae	Autóctone	0	13
Ptilodactilydae	Autóctone	3	0
Scirtidae	Autóctone	0	15
Scolytidae	Alóctone	1	8
Tenebrionidae	Alóctone	0	2
COLLEMBOLA			
Isotomidae	Alóctone	1	6
DIPTERA			
Ceratopogonidae	Autóctone	27	36
Chironomidae	Autóctone	212	425
Culicidae	Autóctone	0	2
Empididae	Autóctone	1	13
Simuliidae	Autóctone	0	63
Tabanidae	Autóctone	0	1
Tipulidae	Autóctone	0	2
EPHEMEROPTERA			
Baetidae	Autóctone	0	169
Caenidae	Autóctone	0	1
Euthyplociidae	Autóctone	0	5
Leptohiphiidae	Autóctone	0	1
Leptophlebiidae	Autóctone	0	217
Polymitarcyidae	Autóctone	3	7
HETEROPTERA			
Corixidae	Autóctone	0	6
Naucoridae	Autóctone	1	15
Notonectidae	Autóctone	0	15
Veliidae	Autóctone	1	118
HYMENOPTERA			
Formicidae	Alóctone	1	136
ISOPTERA			
Isoptera	Alóctone	0	4
LEPIDOPTERA			
Pyralidae	Autóctone	1	15
ODONATA			
Coenagrionidae	Autóctone	1	21
Corduliidae	Autóctone	0	1
Gomphidae	Autóctone	8	12

Lestidae	Autóctone	0	1
Libellulidae	Autóctone	1	12
Polythoridae	Autóctone	1	0
PLECOPTERA			
Perlidae	Autóctone	1	33
TRICHOPTERA			
Calamoceratidae	Autóctone	0	5
Glossosomatidae	Autóctone	0	2
Helicopsychidae	Autóctone	49	2
Hydropsychidae	Autóctone	2	388
Leptoceridae	Autóctone	36	449
Odontoceridae	Autóctone	21	2
Philopotamidae	Autóctone	0	47
Polycentropodidae	Autóctone	0	9
OUTROS			
ANNELEIDA			
Hirudinea	Autóctone	1	0
Oligochaeta	Autóctone	1	38
ARACHNIDA			
Acari	Autóctone	0	3
Araneae	Alóctone	0	7
CRUSTACEA			
Caranguejo	Autóctone	0	1
Camarão	Autóctone	0	28
Copepoda	Autóctone	0	1
MIRIAPODA			
Miriapoda	Alóctone	0	1

TABELA 3. Abundância relativa (%) de presas potenciais consumidas pelas piabas *Hemigrammus bellotti* e *Hyphessobrycon melazonatus* e pelo peixe elétrico *Gymnorhamphichthys rondoni* amostradas nos igarapés de 1^a a 5^a ordem na Amazônia Central (considerando as amostras de deriva para as piabas e da areia para o peixe elétrico).

	Táxons	Dieta					Disponibilidade				
		1 ^a	2 ^a	3 ^a	4 ^a	5 ^a	1 ^a	2 ^a	3 ^a	4 ^a	5 ^a
<i>Hemigrammus bellotti</i>	Arachnida	0,00	0,00	4,62	3,45	0,00	3,74	0,54	0,19	0,09	0,35
	Coleoptera	0,00	1,05	4,62	6,90	4,00	26,17	12,23	23,43	10,25	5,70
	Collembola	0,00	0,00	1,54	0,00	0,00	0,00	1,09	0,00	0,00	0,35
	Diptera	8,33	74,87	16,92	24,14	36,00	42,06	27,17	20,38	16,51	20,90
	Ephemeroptera	4,17	0,52	7,69	0,00	4,00	10,28	8,70	7,81	19,17	19,86
	Hemiptera	0,00	0,00	1,54	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	Heteroptera	0,00	0,00	1,54	0,00	0,00	3,74	3,53	10,48	6,17	2,94
	Hymenoptera	79,17	20,94	61,54	65,52	48,00	5,61	4,35	6,10	3,32	8,12
	Lepdoptera	0,00	0,00	0,00	0,00	4,00	0,93	1,09	0,57	0,38	0,69
	Megaloptera	0,00	0,52	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	Trichoptera	8,33	2,09	0,00	0,00	4,00	2,80	37,77	28,95	38,61	35,06
<i>Hyphessobrycon melazonatus</i>	Araneae	2,94	0,00	0,00	4,76	0,00	3,74	0,00	0,00	0,09	0,35
	Coleoptera	0,00	0,00	1,43	4,76	0,00	26,17	12,23	23,43	10,25	5,70
	Collembola	0,00	0,00	1,43	0,00	0,00	0,00	1,09	0,00	0,00	0,35
	Diptera	14,71	65,22	41,43	23,81	9,09	42,06	27,17	20,38	16,51	20,90
	Ephemeroptera	8,82	6,52	4,29	0,00	9,09	10,28	8,70	7,81	19,17	19,86
	Hemiptera	5,88	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	Hymenoptera	55,88	6,52	51,43	66,67	81,82	5,61	4,35	6,10	3,32	8,12
	Isoptera	0,00	2,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,52
	Lepdoptera	0,00	2,17	0,00	0,00	0,00	0,93	1,09	0,57	0,38	0,69
	Trichoptera	11,76	17,39	0,00	0,00	0,00	2,80	37,77	28,95	38,61	35,06
	<i>Gymnorhamphichthys rondoni</i>	Acari	0,00	0,00	0,00	0,61	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Coleoptera		0,00	1,55	2,08	0,61	0,00	7,19	4,65	13,08	5,80	6,56
Diptera		0,00	97,42	97,22	98,17	100,00	43,11	50,00	42,99	89,86	70,49
Ephemeroptera		0,00	1,03	0,69	0,30	0,00	0,60	0,00	0,00	0,00	4,92
Trichoptera		0,00	0,00	0,00	0,30	0,00	39,52	36,05	27,10	1,45	1,64

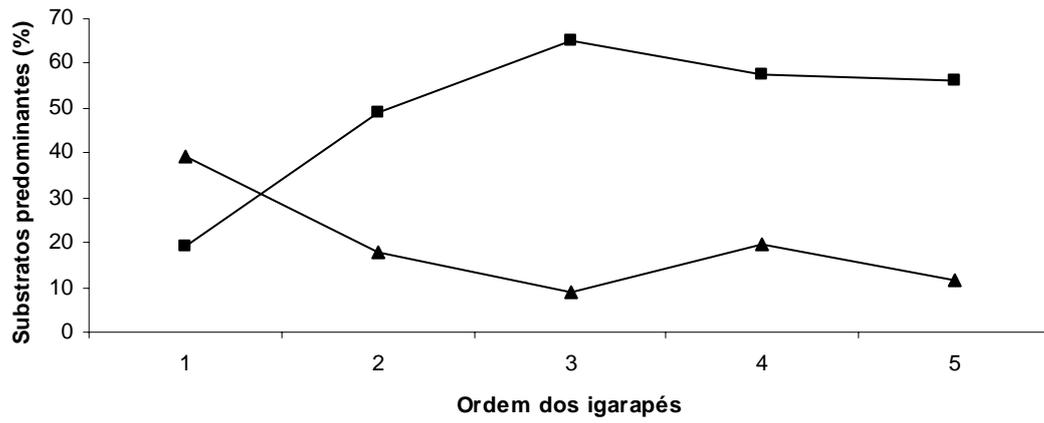


FIGURA 1. Porcentagem de cobertura do substrato por areia (quadrados) e liteira grossa (triângulos) em igarapés de 1ª a 5ª ordem na Amazônia Central.

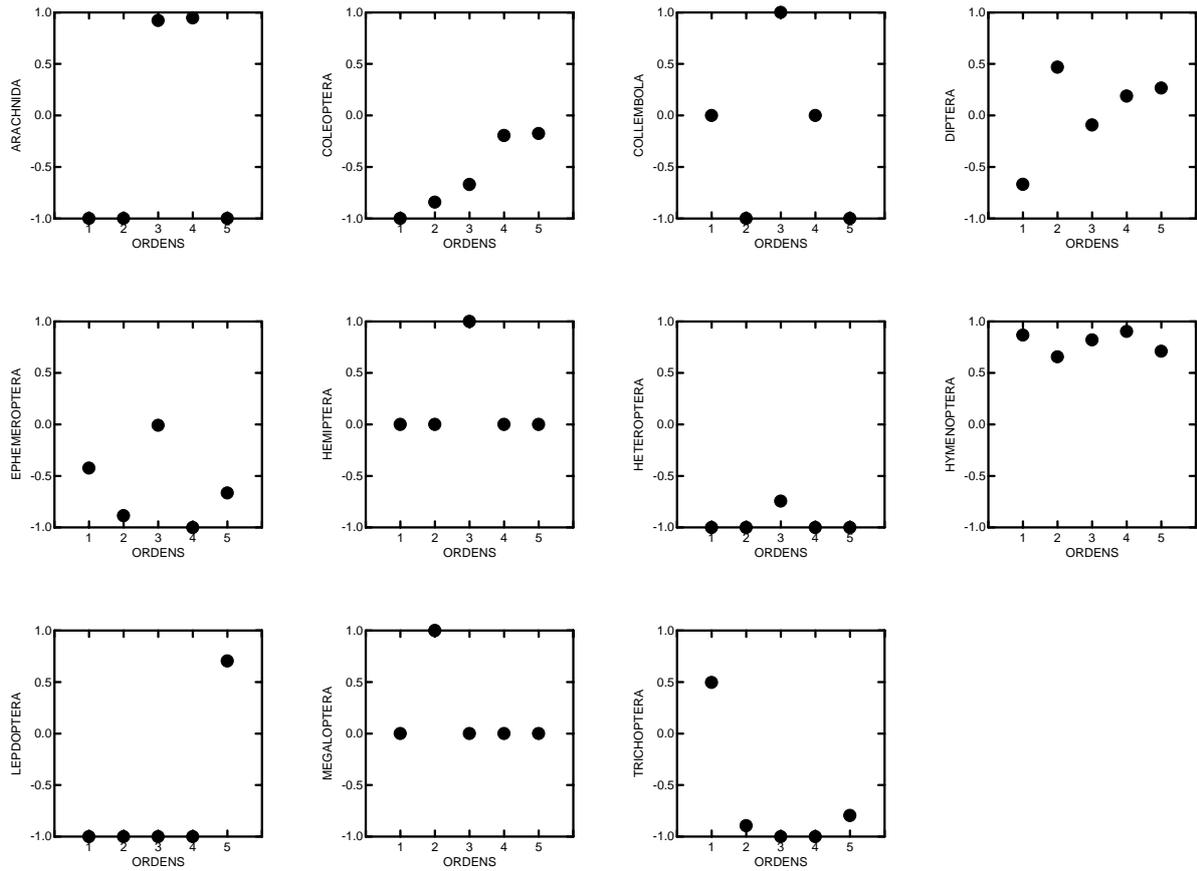


FIGURA 2. Presas consumidas por *Hemmigrammus bellotti* (Characidae) em igarapés de 1^a a 5^a ordem na Amazônia Central. Os valores do eixo y representam a eletividade de cada item; valores positivos indicam preferência e valores negativos indicam evitação.

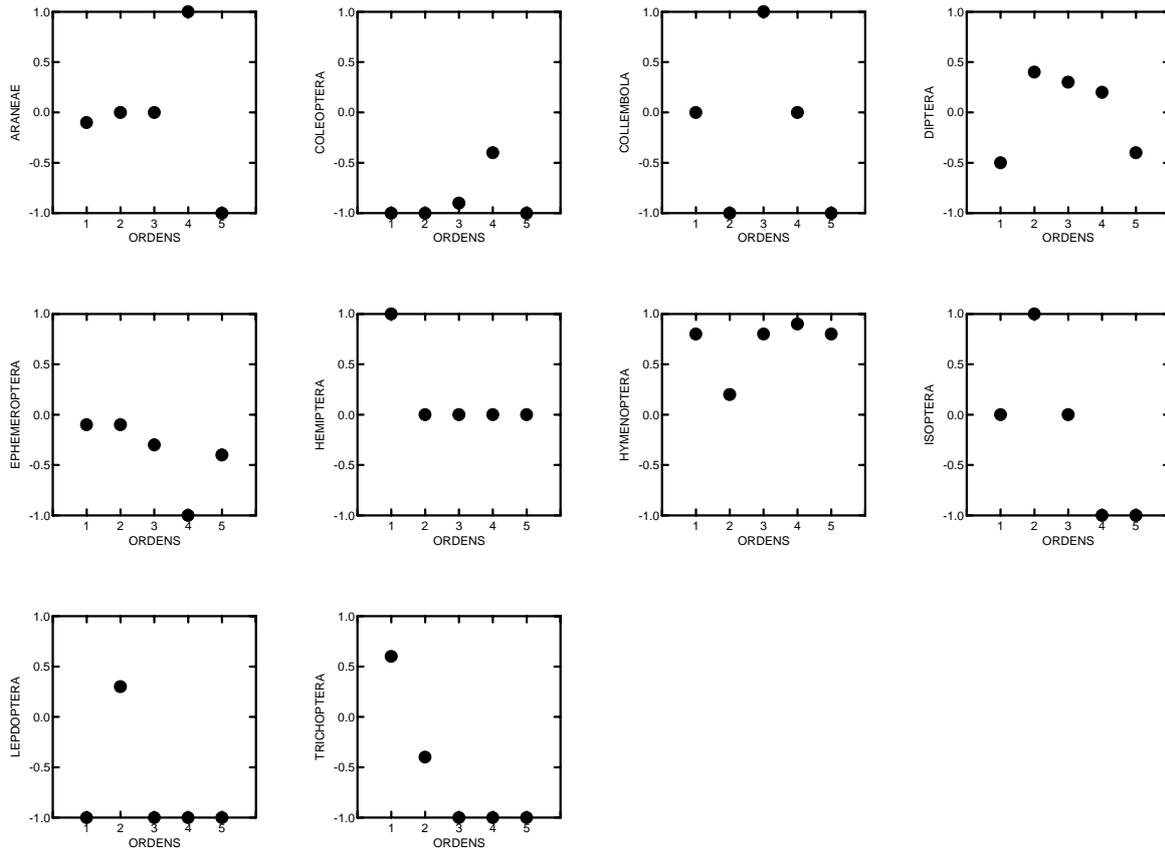


FIGURA 3. Presas consumidas por *Hyphessobrycon melazonatus* (Characidae) em igarapés de 1ª a 5ª ordem na Amazônia Central. Os valores do eixo y representam a eletividade de cada item; valores positivos indicam preferência e valores negativos indicam evitação.

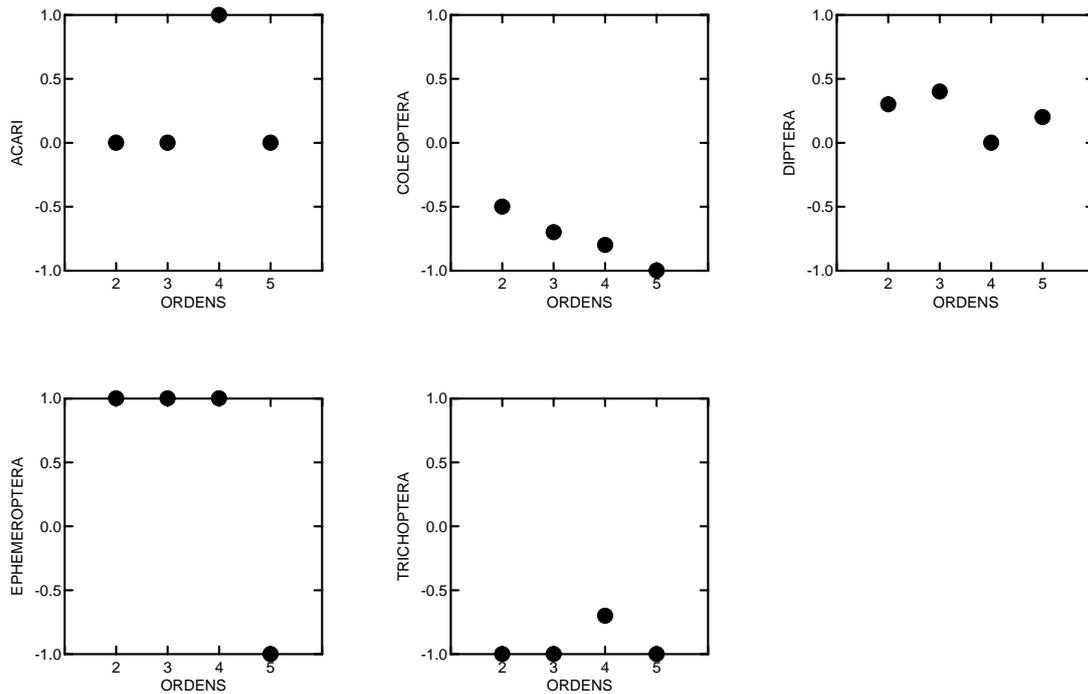


FIGURA 4. Presas consumidas por *Gymnorhamphichthys rondoni* (Rhamphichthyidae) em igarapés de 1^a a 5^a ordem na Amazônia Central. Os valores do eixo y representam a eletividade de cada item; valores positivos indicam preferência e valores negativos indicam evitação.

HISTÓRIA NATURAL DE PEIXES DE IGARAPÉS AMAZÔNICOS: ESTADO DO CONHECIMENTO E ESTUDOS DE CASO

As informações disponíveis sobre história natural e ecologia de peixes amazônicos são frequentemente originadas indiretamente, sendo provenientes de inferências a partir de padrões de captura (e.g., horário de coleta ou sazonalidade) e análise de exemplares mortos, obtidos por meio de coletas (e.g., análises de conteúdos estomacais) (Sabino & Zuanon, 1998). Estudos baseados em coleta de exemplares geralmente produzem resultados muito interessantes sobre riqueza e diversidade de espécies, além de permitir análises gerais sobre correlações entre ocorrência de espécies e características do ambiente. Entretanto, dificilmente se consegue relacionar a ocorrência de espécies com microhabitats específicos, o que dificulta a percepção de eventuais preferências das espécies por características estruturais diferenciadas. Neste sentido, uma abordagem alternativa é a utilização de estudos naturalísticos, a partir de observação direta das espécies de peixes no seu ambiente natural.

O conhecimento sobre a ictiofauna amazônica iniciou-se no século XVII quando naturalistas europeus passaram a viajar pela Amazônia participando de grandes expedições. Nessa fase inicial de descobertas, aspectos da história natural dos peixes amazônicos eram observados e relatados como informações isoladas, quase apêndices do trabalho de catalogação de espécies (Wallace, 2002; Lima *et al.*, 2005). Após esse período, os estudos ictiológicos na região concentraram-se no conhecimento de um número reduzido de espécies de interesse da pesca comercial, que habitam principalmente os grandes rios de águas turvas que predominam na planície sedimentar amazônica. Isso fez com que a biologia da grande maioria das espécies (de pequeno porte ou pouco interesse de uso direto) permanecesse mal conhecida, bem como os detalhes de suas interações com outras espécies e com os ambientes.

O primeiro estudo detalhado sobre a composição e dieta da ictiofauna de igarapés da Amazônia brasileira aparentemente foi realizado por Knöppel (1970).

Posteriormente, Saul (1975), num estudo realizado em pequenos igarapés do alto rio Amazonas, Equador, forneceu informações gerais sobre habitat e dieta de várias espécies. Soares (1979) avaliou a alimentação e a reprodução de peixes de igarapés no norte do Mato Grosso, na Amazônia Meridional. No início da década de 1980 foi publicado "*The Fishes and the forest: exploration in Amazonian natural history*", um trabalho seminal no estudo das relações entre peixes e a floresta alagável na Amazônia (Goulding, 1980). Goulding (1989) publicou outro livro, "*Amazon – The flooded forest*", contemplando história natural dos rios amazônicos e as adaptações de animais e plantas à vida nas florestas inundadas. Entretanto, os livros citados acima não focaram em peixes de igarapés amazônicos.

Recentemente, pesquisas sobre peixes em pequenos igarapés amazônicos aumentaram em número. Estes estudos abordaram distribuição espacial, alimentação e principalmente estrutura de comunidades (e.g., Henderson & Walker, 1986, 1990; Lowe-McConnell, 1991; Silva, 1993; Sabino & Zuanon, 1998; Araújo-Lima *et al.*, 1999; Bührnheim & Cox Fernandes, 2001; Bojsen & Barriga, 2002; Bührnheim & Cox Fernandes, 2003; Mendonça *et al.*, 2005; Pazin *et al.*, 2006; Anjos & Zuanon, 2007). Estudos sobre história natural de peixes de igarapés de terra firme na Amazônia Central, utilizando técnicas de observação subaquática direta como método principal de estudo, iniciaram-se na década de 1990 com Sabino & Zuanon (1998), e a partir deste período os trabalhos se intensificaram (Zuanon & Sazima, 2004; Carvalho *et al.*, 2006; Sazima *et al.*, 2006; Zuanon *et al.*, 2006a, b; Carvalho *et al.*, 2007).

Recentes publicações de livros técnicos provenientes de algumas regiões na Amazônia resultaram em excelentes contribuições para uma melhor compreensão da ecologia e história natural de peixes de igarapés. Um estudo da ecologia e distribuição dos peixes do alto rio Tiquié, na Bacia do rio Negro, reuniu informações coletadas por ictiólogos e etnias indígenas, resultando em importantes informações sobre ictiologia e etnologia (Lima *et al.*, 2005). Posteriormente, Ferreira *et al.* (2007) publicaram um livro sobre a ictiofauna da Bacia do Rio Branco, em Roraima, onde são fornecidas informações sobre a ecologia e história natural de igarapés daquela região. Recentemente, Zuanon & Ferreira (in press) realizaram um elegante apanhado sobre a ecologia trófica de peixes da Amazônia Brasileira utilizando uma abordagem naturalística. Nesse trabalho, os autores incluíram uma seção sobre as relações tróficas dos peixes que habitam os igarapés de terra firme e as poças adjacentes (Zuanon & Ferreira, in press).

Estudos naturalísticos a partir de observações subaquáticas permitem um conhecimento refinado da ictiofauna e podem servir de base para outras linhas de pesquisa, assim como para uma melhor compreensão dos processos que mantêm os conjuntos ictiofaunísticos. Além disso, conforme mencionado por Sabino & Zuanon (1998), o mergulho é pouco impactante, principalmente quando comparado com outros métodos considerados pouco seletivos, como pesca com rotenona ou eletropesca. As águas claras da maioria dos igarapés da Amazônia Central são adequadas para a realização de estudos utilizando técnicas de observação direta, como o mergulho livre (veja Sabino [1999] e Sabino & Carvalho [2008] para detalhes metodológicos).

O alto número de espécies nas comunidades de peixes da Amazônia, combinado com a elevada riqueza de itens alimentares consumidos pela ictiofauna, indica a existência de interações ecológicas complexas (Lowe-McConnell, 1999). Assim sendo, a história natural dos peixes, integrada aos estudos da biologia da conservação, tem muito a contribuir para a preservação da diversidade da ictiofauna amazônica. Entretanto, esta desejada integração é incipiente e reflete a carência de informações básicas sobre a biologia das espécies de peixes que habitam a região.

Neste panorama, o presente capítulo representa uma contribuição aos estudos de história natural de peixes de igarapés amazônicos e complementação aos capítulos anteriores. Apresento a seguir três estudos de caso, arranjados no formato de artigos científicos, e, adicionalmente, um estudo contendo uma revisão teórica sobre história natural de peixes da Amazônia, publicado recentemente na forma de um capítulo de uma enciclopédia eletrônica. Os estudos de caso abordaram relações tróficas, interações predador-presa, além de interações mais complexas, como exemplos de mimetismo e táticas de defesa.

O primeiro estudo de caso (Apêndice 1) relata associações entre peixes e camarões, como um exemplo de relações miméticas em ambientes de água doce. Apresento três conjuntos de espécies de peixes e camarões de tamanhos similares, que aparentemente dependem da camuflagem e transparência para escapar de potenciais predadores. O segundo caso (Apêndice 2) se refere a um detalhado estudo da história natural de uma pequena espécie de caracidiíneo, que exibe uma combinação de características morfológicas e comportamentais relacionadas à vida entre plantas submersas em igarapés de terra firme. O terceiro estudo (Apêndice 3) apresenta exemplos de camuflagem entre peixes de hábitos noturnos que se assemelham a

folhas mortas submersas, e parecem utilizar essa camuflagem como mecanismo de defesa contra predadores visualmente orientados. Por último, apresento um capítulo (Apêndice 4) publicado em uma enciclopédia virtual sobre sistemas naturais publicada eletronicamente pela UNESCO, que descreve aspectos da história natural de peixes na Amazônia. Neste capítulo, foram revistos vários temas relacionados à história de vida de peixes amazônicos, como os principais ambientes aquáticos ocupados, períodos de atividade, territorialidade, partilha de recursos, táticas alimentares, interações predador-presa e táticas de defesa.

Com este capítulo da tese, pretendo contribuir para uma melhor compreensão de alguns aspectos da história natural de peixes de igarapés, e (principalmente) estimular a realização de estudos adicionais desse aspecto importante – mas surpreendentemente pouco abordado – da ecologia de peixes na Amazônia.

Bibliografia citada

- Araújo-Lima, C.A.R.M.; Jiménez, L.F.; Oliveira, R.S.; Eterovick, P.C. ; Mendoza, U.; Jerozomomnki, A. 1999. Relação entre o número de espécies de peixes, complexidade do hábitat e ordem e ordem do riacho nas cabeceiras de um tributário do rio Urubu, Amazônia Central. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 11(2): 127-135.
- Anjos, M.B.; Zuanon, J. 2007. Sampling effort and fish species richness in small terra firme forest streams of central Amazonia, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 5: 45-52.
- Bojsen, B.H.; Barriga, R. 2002. Effects of deforestation on fish community structure in Ecuadorian Amazon streams. *Freshwater Biology*, 47: 2246-2260.
- Bührnheim, C.M.; Cox Fernandes, C. 2001. Low seasonal variation of fish assemblages in Amazonian rain Forest streams. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 12: 65-78.
- Bührnheim, C.M.; Cox Fernandes, C. 2003. Structure of fish assemblages in Amazonian rain-forest streams: effects of habitats and locality. *Copeia*, 2: 255-262.
- Carvalho, L.N.; Zuanon, J.; Sazima, I. 2006. The almost invisible league: crypsis and association between minute fishes and shrimps as a possible defence against visually hunting predators. *Neotropical Ichthyology*, 4: 219-224.
- Carvalho, L.N.; Zuanon, J.; Sazima, I. 2007. Natural History of Amazon Fishes. In: *International Commission on Tropical Biology and Natural Resources*, (Eds. Kleber Del Claro, Paulo S. Oliveira, Victor Rico-Gray, Alonso Ramirez, Ana Angelica Almeida Barbosa, Arturo Bonet, Fabio Rubio Scarano, Fernando Louis Consoli, Francisco Jose Morales Garzon, Jimi Naoki Nakajima, Julio Alberto Costello, Marcus Vinicius Sampaio, Mauricio Quesada, Molly R. Morris, Monica Palacios Rios, Nelson Ramirez, Oswaldo Marcal Junior, Regina Helena Ferraz Macedo, Robert J. Marquis, Rogerio Parentoni Martins, Silvio Carlos Rodrigues, Ulrich Luttge), In: *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*, Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford ,UK. [<http://www.eolss.net>].

- Ferreira, E., Zuanon, J., Forsberg, B., Goulding, M. & Briglia-Ferreira, S.R. 2007. *Rio Branco - Peixes, Ecologia e Conservação de Roraima*. Amazon Conservation Association (ACA), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e Sociedade Civil de Mamirauá. 201p.
- Goulding, M. 1980. *The Fishes and the forest. Exploration in Amazonian natural history*. University of California Press, Berkeley, CA. 280pp.
- Goulding, M. 1989. *Amazon – The flooded forest*. BBC Book, London.
- Henderson, P.A.; Walker, I. 1986. On the leaf litter community of the Amazonian blackwater stream Tarumazinho. *Journal of Tropical Ecology*, 2: 1-17.
- Henderson, P.A.; Walker, I. 1990. Spatial organization and population density of the fish community of the litter banks within a central Amazonian black water stream. *Journal of Fish Biology*, 37: 401-411.
- Knöppel, H.A. 1970. Food of Central Amazonian Fishes: Contribution to the nutrient-ecology of amazonian rain-forest-streams. *Amazoniana*, 2(3): 257-352.
- Lima, F.C.T.; Ramos L.; Barreto T.; Cabalzar A.; Tenório G.; Barbosa A.; Tenório F.; Resende A.S. 2005. Peixes do Alto Tiquié. In: Cabalzar, A. (Ed). *Peixe e gente no Alto Rio Tiquié: Conhecimentos Tukano e Tuyuka, ictiologia e etnologia*. Instituto Socioambiental, São Paulo. p. 111-282.
- Lowe-McConnell, R.H. 1991. Natural history of fishes in Araguaia an Xingu Amazonian tributaries, Serra do Rocador, Mato Grosso, Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 2(1): 63-87.
- Lowe-McConnell, R.H. 1999. *Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais*. Edusp, São Paulo. 366 pp.
- Mendonça, F.P.; Magnusson W.E; Zuanon J. 2005. Relationships between habitat characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. *Copeia*, 4: 750-763.
- Pazin, V.F.V.; Magnusson, W.E.; Zuanon, J.; Mendonça, F.P. 2006. Fish assemblages in temporary ponds adjacent to ‘terra-firme’ streams in Central Amazonia. *Freshwater Biology*, 51: 1025-1037.
- Sabino, J. 1999. Comportamento de peixes em riachos: métodos de estudo para uma abordagem naturalística. In: Caramaschi, E.P.; Mazzoni, R. & Peres-Neto, P.R., (Eds). *Ecologia de Peixes de Riachos*. Série Oecologia Brasiliensis, v. 6. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, Brasil. p. 183-208.

- Sabino, J.; Carvalho, L.N. 2008. Puxando mais brasa para nossa sardinha: estudar comportamento de peixes é produtivo e divertido. In: Del-Claro, K.; Prezoto, F.; Sabino, J. (Eds). *As distintas faces do comportamento animal*. Sociedade Brasileira de Etologia, Editora UNIDERP, Campo Grande.
- Sabino, J.; Zuanon, J. 1998. A stream fish assemblage in Central Amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 8(3): 201-210.
- Soares, M.G.M. (1979). Aspectos ecológicos (alimentação e reprodução) dos peixes do igarapé do Porto, Aripuanã, MT. *Acta Amazonica*, 9(2): 325-352.
- Saul, W.G. 1975. An ecological study of fishes at a site in upper Amazonian Ecuador. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 127: 93-134.
- Sazima, I.; Carvalho, L.N.; Mendonça F.P.; Zuanon, J. 2006. Fallen leaves on the water-bed: diurnal camouflage of three night active fish species in an Amazonian streamlet. *Neotropical Ichthyology*, 4 (1): 119-122.
- Silva, C. 1993. Alimentação e distribuição espacial de algumas espécies de peixes do igarapé do Candiru, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 23 (2-3): 271-285.
- Wallace, A.R. 2002. *Fishes of Rio Negro*. Organization/Translation Mônica de Toledo-Piza Ragazzo, EDUSP, São Paulo. 517pp.
- Zuanon, J., Sazima I. 2004. Natural history of *Stauroglanis gouldingi* (Siluriformes: Trichomycteridae), a miniature sand-dwelling candiru from central Amazonian streamlets. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 15(3): 201-208.
- Zuanon, J., Bockmann, F.A, Sazima, I. 2006a. A remarkable sand-dwelling fish assemblage from central Amazonia, with comments on the evolution of psammophily in South American freshwater fishes. *Neotropical Ichthyology*, 4(1):107-118.
- Zuanon, J., Carvalho, L.N., Sazima, I. 2006b. A chamaeleon characin: the plant-clinging and colour-changing *Ammocryptocharax elegans* (Characidiinae: Crenuchidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 17: 225-232.
- Zuanon, J.; Ferreira, E. (in press). Feeding ecology of fishes in the Brazilian Amazon - a naturalistic approach. In: Cyrino, J.E.P.; Bureau, D.; Kapoor, B.G. (Ed). *Feeding and Digestive Functions of Fishes*. Science Publishers Inc., USA.

Apêndice 1

Carvalho, L. N.; Zuanon, J.; Sazima, I. 2006. The almost invisible league: crypsis and association between minute fishes and shrimps as a possible defence against visually hunting predators. *Neotropical Ichthyology*, 4: 219-224.

The almost invisible league: crypsis and association between minute fishes and shrimps as a possible defence against visually hunting predators

Lucélia Nobre Carvalho*, Jansen Zuanon* and Ivan Sazima**

Camouflage is one of the most widespread defence modes used by substrate-dwelling animals, whereas transparency is generally found in open-water organisms. Both these defence types are regarded as effective against visually guided predators. We present here three assemblages of similarly-sized freshwater fish and shrimp species which apparently rely on camouflage and transparency to evade some of their potential predators. In one of the associations, there is a transition from cryptic colours and translucency to transparency of the component species according to the position each of them occupies in the habitat. The likeness between the fishes and the shrimps is here regarded as a type of protective association similar to numerical or social mimicry. Additionally, we suggest that the assemblage may contain Batesian-like mimicry components.

Camuflagem é um dos tipos de defesa mais bem distribuídos entre os animais que vivem no substrato, sendo a transparência geralmente encontrada em organismos pelágicos. Ambos os tipos de defesa são considerados como eficientes contra predadores visualmente orientados. Apresentamos três conjuntos de espécies de peixes e camarões de tamanhos similares, que aparentemente dependem da camuflagem e transparência para escapar de potenciais predadores. Em uma das associações, há uma transição de coloração críptica ou translúcida para transparente, de acordo com a posição que cada espécie ocupa no habitat. A semelhança entre peixes e camarões é aqui considerada como um tipo de associação protetiva, similar a mimetismo numérico ou social. Além disso, sugerimos que o conjunto pode conter elementos similares ao mimetismo Batesiano.

Key words: Camouflage, Transparency, Defensive association, Mimicry, Freshwater fauna.

Introduction

Camouflage and disruptive coloration are among the most widespread defence modes used by substrate-dwelling animals, whereas transparency is generally found in open-water organisms, both crypsis types being regarded as effective against visually guided predators (Edmunds, 1974; McFall-Ngai, 1990). Different cryptic animals (*e.g.*, insects and frogs) dwelling in the same environment or habitat usually have similar shapes and colours, a remarkable instance of convergence (Cott, 1940; Edmunds, 1974). Moreover, similarly coloured animals may form protective associations. One such example is given by so called social or numerical mimicry (Moynihan, 1968; Vane-Wright, 1976). In this defence type the associated animals are similar in colour, size, shape, and behaviour, which likely hamper the predator's ability to sort them out. For fishes the best known examples came from studies on reef fishes

(*e.g.* Dafni & Diamant, 1984; Randall & McCosker, 1993; Krajewski *et al.*, 2004), whereas records of such associations in freshwater seem to be lacking. We present here three instances of crypsis and association between freshwater fishes and shrimps which apparently rely on camouflaging colour pattern and transparency to evade some of their potential predators. The view that these assemblages are instances of numerical mimicry is here advanced, and the possibility that the assemblage contain Batesian-like mimicry components is suggested.

Material and Methods

Field studies were conducted in several streamlets and rivers in North and Southeast Brazil. The northern study sites were located in the Amazon, where a markedly rainy season typically occurs between December and May, with a dry sea-

*Caixa Postal 478, INPA-Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 69083-970 Manaus, Amazonas, Brazil. e-mail: (LNC) carvalho@inpa.gov.br; (JZ) zuanon@inpa.gov.br

**Departamento de Zoologia and Museu de História Natural, Caixa Postal 6109, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970 Campinas, São Paulo, Brazil. e-mail: isazima@unicamp.br

son between June and November. Mean annual temperatures vary between 26° C and 27° C, with very small seasonal differences. The southeastern locality presents a more contrasting seasonal climate, including a dry season between May and September (monthly rainfall 80-160 mm) and a wet season from October to April (mean monthly rainfall 380 mm); mean annual temperature 21.9°C (see Results for more details about study sites features).

Behavioural observations were conducted both in the field and under aquarium conditions. Part of the field observations was done above the water, since the shallow water and large amount of particulate material at the study sites impaired underwater observations on occasions. When water conditions were adequate, snorkelling was used for observations. “Focal animal” and “all occurrences” samplings (Lehner, 1979) were used in all observations, totalling about 21 h of behavioural records both at daytime and night. In the field, an underwater torchlight provided with a red plastic was used for night observations. Records of co-occurrence of fish and shrimp species were based on field observations and photographs, as well as on direct observation of catches with hand nets and sieves. During field observations we recorded the spatial distribution of fishes and shrimps and roughly assessed their relative abundances, as well as movement patterns and microhabitat characteristics. The proportion of

fishes and shrimps in the catches were also recorded.

After collection, specimens of fishes and shrimps of one of the associations were brought alive to the laboratory and maintained in an aquarium for detailed behavioural observations. The 140 l aquarium was provided with silica sand, leaf litter, and loose silt collected from the same or similar habitats. The aquarium was provided with an external canister filter, and kept at room temperature (26-33°C) and natural light. The fishes were fed *ad libitum* with zooplankton and *Artemia* sp. *nauplii*, and the shrimps foraged on litter organisms and debris. A 40 W red lamp was used above the aquarium at night time. The observations included the spatial distribution of fishes and shrimps over the aquarium bottom area, the vertical distribution (*i.e.*, use of the water column) by each species, daily activity rhythms, and possible agonistic interactions. In order to verify possible differences in the escape response for the fishes and shrimps, we intentionally disturbed (touched with a twig) about 10 individuals of each species, both in aquaria and in the field. Voucher specimens are deposited at the Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia Fish Collection (INPA 25243, 25244, 25245) as well as in the Crustacean Collection (INPA 1430, 1431, 1432, 1439), and the Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas Fish Collection (ZUEC 5378, 6169, 6171, 6296, 6299).



Fig. 1. The studied igapó habitat in Amazonia (top left) with leaf-litter debris on the bottom; the eleotrid fish *Microphilypnus amazonicus* camouflaged on a decomposing leaf (17.5 mm SL, INPA 25244, top right), the characid fish *Prioncharax ariel* hovering in the water column close to a dead leaf (14.3 mm SL, INPA 25243, bottom left), and the palaemonid shrimp *Palaemonetes carteri* crawling on a dead leaf (23.7 mm TL, INPA 1432, bottom right). The cryptic effect of each species' colour pattern is lessened under artificial light (photographed in aquarium).



Fig. 2. Three members of the almost invisible league: *Priocharax ariel* (top centre), *Palaemonetes carteri* (bottom left), *Microphilypnus amazonicus* (bottom right) in aquarium under artificial light. Same specimens as in Fig. 1 except for *M. amazonicus* (17.8 mm SL, INPA25244).

Results

One cryptic assemblage was recorded in an unnamed igapó stretch (Fig. 1) in the rio Negro basin (02°32'23''S, 60°47'41''W), Novo Airão, Amazonas State, Northern Brazil, during early dry season (August 2005). The assemblage was composed of two fish and three shrimp species. The shrimps outnumbered the fishes in the catches, the ratio being about 10:1. There was a transition from cryptic colours and translucency to transparency according to the position each species occupied in the habitat. Thus, the mostly bottom-dwelling eleotrid fish *Microphilypnus amazonicus* is mottled and partly translucent, merging with the heterogeneous debris-littered substrate it dwelled on. The bottom-dwelling and occasionally open-water swimming palaemonid shrimps *Palaemonetes carteri*, and *Pseudopalaemon amazonensis* and *P. chryseus* are transparent and bear disruptive golden to light-brown colour markings (see Melo, 2003), and the open-water characid fish *Priocharax ariel* is predominantly transparent (Figs. 1-2). Size ranges (standard length, SL) for *M.*



Fig. 3. A mixed column of larval eleotrid fish *Eleotris pisonis* and gerreid fish *Eucinostomus melanopterus*, associated with palaemonid shrimps *Palaemon pandaliformis*, moving upstream in the shallows of a coastal streamlet in Southeastern Brazil. The moving column is closely followed by larger larvae and juveniles of the predaceous centropomid fish *Centropomus mexicanus* in slightly deeper water. Some individuals marked in front of head to render them easier to spot (Cm= *C. mexicanus*, Em= *E. melanopterus*, Ep= *E. pisonis*); shrimps not visible against the background.

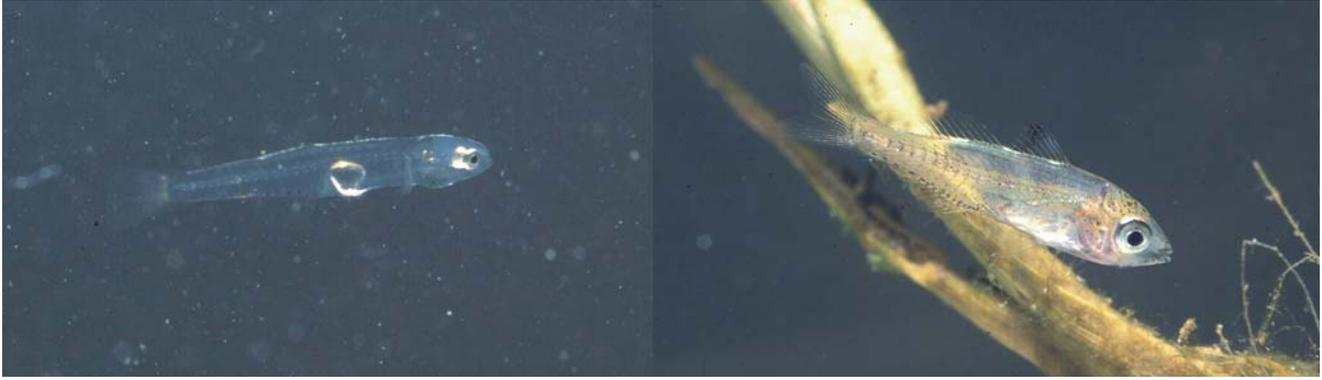


Fig. 4. A larval *Eleotris pisonis* (8.8 mm SL, ZUEC 6169, left) and a juvenile *Eucinostomus melanopterus* (11.3 mm SL, ZUEC 5378, right) photographed in field aquarium under artificial light.

amazonicus: 15.5-20.6 mm, for *P. ariel*: 12.6-16.1 mm, and for the three shrimp species (total length, TL): 10.1-20.6 mm.

Several individuals of *M. amazonicus* were also observed in their natural surroundings at the igarapé Tiotonho (02°51'19"S, 59°34'48"W), rio Preto da Eva drainage, Amazonas State, Northern Brazil, during the dry season (September 2005). The substrate was composed by silica sand, leaf litter and a mixture of loose silt and algae. The fish displayed a typical sit-and-wait foraging, and alternated short displacements with periods of apparent inactivity. During the day most of the individuals kept sheltered under dead leaves or partially buried in the substrate, occasionally lunging at small preys on the substrate or drifting in the current. At night time the individuals of *M. amazonicus* were found in the open, active and more dispersed on the substrate. When disturbed the fish buried in the substrate or hid among the leaf litter or loose sediment. Small shrimps (*Pseudopalaemon gouldingi*, Palaemonidae) were found foraging amidst the *M. amazonicus* individuals on the algae/loose silt patches close to the stream margin. Although not counted, the shrimps largely outnumbered the fish in those occasions.

In the aquarium most *M. amazonicus* individuals (n=15) hid under leaves and branches on the bottom at daytime, occasionally moving into the open to catch a prey on the bottom or ascending a little in the water column. After dark, they were scattered on the bottom and were more active, apparently searching for prey. *Priocharax ariel* (n=5) hovered in the water column at daytime and lunged at prey on surface, in mid-water, and near the bottom. After dark, it hovered almost stationary, 3-5 cm above the leaf litter, usually near a projection (twig, branch). The activity of the shrimps (~15 individuals) increased greatly after dark; they foraged crawling on the leaf-litter and occasionally ascended in the water column. When disturbed (*i.e.*, touched with a twig) the escape response was different for the fishes and the shrimps. *Microphilypnus amazonicus* darted to hide amidst the leaf-litter or buried in the sand, *P. ariel* changed its position, and the shrimps generally darted backwards with a quick bending and propulsion of the abdomen.

A second cryptic association was recorded in at least two

occasions in Northern Brazil, at daytime (rio Côco, 09°38'46"S, 49°59'27"W, rio Araguaia basin, Tocantins State, February 2001) and night time (Itapará stream, 00°16'51"S, 16°23'12"W, rio Branco basin, Roraima State, March 2005). Several individuals of the engraulid *Amazonsprattus scintilla* were found among swarms of the sergestid shrimp *Acetes paraguayensis* in a pelagic environment, both fish and shrimp with transparent body (see Whitehead *et al.*, 1988; Melo, 2003). The small and slender shrimp congregates in huge numbers along the banks of clear and black water rivers, usually moving upstream at mid-water during early flooding season (Omori, 1975; J.Z., pers. obs.). The very small size (14.8-20.8 mm) and the transparency of the engraulid rendered it almost invisible among the similarly-sized shrimps (15.0-20.9 mm) while swimming within the seine, and the fish came to view only when sorted among the catch.

A third cryptic assemblage was recorded in a coastal streamlet under tidal influence at Picinguaba (23°22'30"S, 44°52'30"W), Ubatuba, São Paulo State, Southeastern Brazil, in April and November 2002, and March 2003. This association was observed *in situ* and was composed of larvae and juvenile fishes and shrimps travelling upstream in the shal-



Fig. 5. A juvenile *Centropomus mexicanus* (12.9 mm SL, ZUEC 6171) gorged with eleotrid fish prey, photographed in field aquarium under artificial light.

lows (Fig. 3). The eleotrid fish *Eleotris pisonis* is transparent (Fig. 4), whereas the gerreid fish *Eucinostomus melanopterus* is nearly transparent with light-brown to light-grey sheen on the back (Figs. 3-4). The palaemonid shrimp *Palaemon pandaliformis* is transparent with few light-brown markings. Size ranges for *E. pisonis*: 8.8-9.3 mm SL, for *E. melanopterus*: 8.1-11.6 mm SL, and for *P. pandaliformis*: 8.3-9.8 mm TL. Larval and juvenile predaceous centropomid fish *Centropomus mexicanus* (12.9-21.1 mm SL) moved with the assemblage in slightly deeper water (Fig. 3) and occasionally lunged at the stragglers from the moving mixed group. The centropomid (Figs. 3, 5) seemed to have a higher predatory success on straggled fishes than on shrimps (5 successful lunges out of 13 preying attempts on fishes, and 1 successful lunge out of 6 attempts on shrimps).

Discussion

As far as we know, this is the first record of a protective association involving minute fishes and shrimps, especially in freshwater. From the three associations presented here, the one of the igapó leaf-litter habitat may be regarded as temporally stable, as all its components may be found there year-round (Henderson & Walker, 1990). The disruptive, mottled and translucent colours of *M. amazonicus* may be related to the stability of the association, as this pattern renders this fish well camouflaged against the heterogeneous and sun flecked background. Thus, from its transparent larval phase, this paedomorphic, mottled and translucent fish may keep the association with the remainder, transparent fishes and shrimps with disruptive colour markings (see Figs. 1 and 2).

On the other hand, the other two associations are transitory. The upstream movement of eleotrid and gerreid fish larvae and juveniles along with the shrimps is a seasonal recruitment mostly during the wet season (e.g., Perrone & Vieira, 1990; Teixeira, 1994; I.S., pers. obs.) and its occurrence is ephemeral, i.e., lasts for a short time during the day (I.S., pers. obs.). Not by coincidence, all of its component species are transparent or at least translucent. The pelagic engraulid fish and sergestid shrimp association likely falls in a similar category, i.e., a migratory movement even if on a larger scale.

The three cryptic associations described here have at least two features in common: 1) similarly-sized fish larvae and juveniles, or paedomorphic species; 2) one or more shrimp species outnumbering the fishes. Miniature or paedomorphic fish species are commonly found in nutrient-poor environments (Weitzman & Vari, 1987; 1988), and their transparency favours their association with small and transparent shrimps. In the fish life cycle the larval stage is the most vulnerable to predation (e.g., Helfman *et al.*, 1997), as also indicated by our observations in situ. Transparency and/or camouflage are regarded as one viable and economical defence against visually guided predators (Edmunds, 1974; McFall-Ngai, 1990), and the association with the morphologically and behaviourally similar and abundant shrimps possibly en-

hances the effectiveness of these defence strategies and increase survivorship of larval and juvenile fishes.

Besides the defensive value of crypsis by transparency and disruptive pattern, we regard the three instances described here as a type of protective association similar to social or numerical mimicry (Moynihan, 1968; Vane-Wright, 1976; Randall & McCosker, 1993). In this mimicry type the associated animals are similar in shape, size, colour, and behaviour, which likely hamper the predator's ability to sort them out. The degree of cohesiveness of the fishes and shrimps groups varied among the three cases studied, being less evident in the *Microphilypnus-Priocharax*-palaemonid shrimps association and stronger between the engraulid *A. scintilla* and the sergestid *A. paraguayensis*. The upstream moving *Eleotris-Eucinostomus*-palaemonid shrimp association in the tidal creek, even if ephemeral, seems strong as well. Apart from the differences in group cohesiveness, the three assemblages we present here seem to fit the general requirements of the social mimicry concept (Moynihan, 1968; Dafni & Diamant, 1984).

The litter bank assemblage (*Microphilypnus*, *Priocharax* and palaemonid shrimps) shows a gradient of cryptic colours, and the transparency and disruptive markings of the behaviourally versatile shrimps make a convenient transition between the mottled and translucent bottom-dwelling *Microphilypnus* and the transparent, more open-water *Priocharax* (Weitzman & Vari, 1987). Additionally, the evasive responses of these three components of the litter assemblage are different, which may enhance the confusion effect. This combination of characteristics may represent an effective defensive tactic against visually oriented diurnal predators that are commonly found in the litter banks, such as small to medium sized cichlids (e.g. small pike cichlids, such as *Crenicichla notophthalmus*, and the larger *Astronotus ocellatus* and *Aequidens pallidus*, our pers. obs.). The defensive value of this and the other associations presented here may be tested with use of enclosures in the habitat (or in aquaria reproducing the natural habitat) in presence of potential predator fishes.

The association between the shrimp *A. paraguayensis* and the engraulid *A. scintilla* arguably represents convincing evidence in favour of the social mimicry hypothesis. The combination of a large number of individuals (sometimes thousands) with small size and almost transparent bodies may constitute an effective defence against fish predators in the pelagic environment of clear water rivers (McFall-Ngai, 1990). Several shrimp-eating predators are known to chase and engulf shrimps in Amazonian rivers, such as the pristigasterids *Pellona flavipinnis*, *P. castelnaeana* and *Ilisha amazonica*; the pelagic and wide-mouthed achenipterid catfishes of the genus *Ageneiosus*; and the freshwater drums of the genus *Plagioscion* (Goulding & Ferreira, 1984; J.Z., pers. obs.).

Other potential predators on the studied associations would be wading birds, as two of the studied habitats are too shallow for kingfishers or terns (the exception is the open habitat of *Amazonsprattus*). In the Amazon, the most likely

avian predator would be the small green-backed heron (*Butorides striatus*), a sit-and-wait and dexterous hunter of small animals including insects and fishes (Sick, 1997). The only potential predator we recorded at the tidal creek in the Southeast was the snowy egret (*Egretta thula*), which preyed on small fishes such as mugilids and poeciliids. However, the larval and juvenile fishes and shrimps in the studied association are minute and, thus, likely not important prey if preyed on at all. The same would apply to kingfishers and terns in the open habitat of *Amazonsprattus*.

An alternative and non-exclusive view is that this association type functions similarly to the principle which operates in Batesian mimicry, *i.e.*, that it contains a model which the predator perceives as disadvantageous (Edmunds, 2000). In this mimicry type, when the model is not aposematic the mimic may be poor, because the predator perceives that to pursue such a prey would render low reward due to the escape ability of the potential prey (Pinheiro, 1996; Edmunds, 2000). If this is the case indeed, the most likely candidate to the model are the shrimps, as they: 1) outnumber the fishes; 2) move both on the bottom and in the water column; 3) display a somewhat unpredictable and quick escape response; 4) the centropomid apparently has a higher predatory success on fishes than on shrimps in the third assemblage, even if the shrimps outnumbered the fishes. Additionally, in the aquarium observations, shrimps used effectively their pincers to repel fish predators such as the syntopic cichlid *Aequidens pallidus* (our pers. obs.). All these features seem to render the shrimps a hard-to-catch prey and a suitable model for the remainder species of the assemblage (Edmunds, 2000). Cryptic and/or mimetic defensive association between minute fishes and shrimps swarms is likely widespread both in freshwater and the sea and additional instances will be recorded with further field, natural history oriented studies.

Acknowledgements

We thank F. Mendonça for help and one photograph; C. Magalhães for shrimps identifications; R. M. Bonaldo for valuable suggestions on the manuscript; the Biological Dynamics of Forest Fragments Project (INPA/Smithsonian) for logistical and financial support; the CNPq, FAPEAM, FAPESP, and Fundação O Boticário for essential financial support. LNC and IS are recipients of scholarships from the CNPq-Brazil. Contribution 461 of the BDFP Project, and 03 of the Ygarapés Project.

Literature Cited

- Cott, H. B. 1940. Adaptive coloration in animals. London, Methuen, 508 p.
- Dafni, J. & A. Diamant. 1984. School-oriented mimicry, a new type of mimicry in fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 20: 45-50.
- Edmunds, M. 1974. Defence in animals. Harlow, Longman, 357p.
- Edmunds, M. 2000. Why are there good and poor mimics? *Biological Journal of the Linnean Society*, 70: 459-466.
- Goulding, M. & E. J. G. Ferreira. 1984. Shrimp-eating fishes and a case of prey-switching in Amazon Rivers. *Revista Brasileira de Zoologia*, 2(3): 85-97.
- Helfman, G. S., B. B. Collette & D. E. Facey. 1997. The diversity of fishes. Malden, Blackwell Science, 528 p.
- Henderson, P.A. & I. Walker. 1990. Spatial organization and population density of the fish community of the litter banks within a central Amazonian black water stream. *Journal of Fish Biology*, 37: 401-411.
- Krajewski, J. P., R. M. Bonaldo, C. Sazima & I. Sazima. 2004. The association of the goatfish *Mulloidichthys martinicus* with the grunt *Haemulon chrysargyreum*: an example of protective mimicry. *Biota Neotropica* 4(2): 1-4.
- Lehner, P. N. 1979. Handbook of ethological methods. New York, Garland STPM Press, 403p.
- McFall-Ngai, M. J. 1990. Cypsis in the pelagic environment. *American Zoologist*, 30: 175-188.
- Melo, G. A. S. 2003. Famílias Atyidae, Palaemonidae, Sergestidae. Pp. 289-415. In: Melo, G. A. S. (Ed.). Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil. São Paulo, Ed. Loyola, 429p.
- Moynihan, M. 1968. Social mimicry, character convergence versus character displacement. *Evolution*, 22(2): 315-33.
- Omori, M. 1975. The systematics, biogeography and fishery of epipelagic shrimps of the genus *Acetes* (Crustacea: Decapoda: Sergestidae). *Bulletin of the Ocean Research Institute, The University of Tokyo*, 7:54-59.
- Perrone, E. C. & F. Vieira, 1990. Ocorrência e período reprodutivo de *Eleotris pisonis* (Teleostei: Eleotrididae) na região estuarina do Rio Jucu, Espírito Santo, Brasil. *Ciência e Cultura*, 42(9): 707-710.
- Pinheiro, C. E. G. 1996. Palatability and escaping ability in neotropical butterflies: tests with wild kingbirds (*Tyrannus melancholicus*, Tyrannidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 59: 351-365.
- Randall, J. E. & J. E. McCosker. 1993. Social mimicry in fishes. *Revue Française d'Aquariologie*, 20: 5-8.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia brasileira*. Rio de Janeiro, Ed. Nova Fronteira, 862 p.
- Teixeira, R. L. 1994. Abundance, reproductive period, and feeding habits of eleotrid fishes in estuarine habitats of north-east Brazil. *Journal of Fish Biology*, 45: 749-761.
- Vane-Wright, R. I. 1976. A unified classification of mimetic resemblances. *Journal of Linnean Society, London*, 8(1): 25-56.
- Weitzman, S. H. & R. P. Vari. 1987. Two new species and a new genus of miniature characid fishes (Teleostei: Characiformes) from northern South America. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 100(3): 640-652.
- Weitzman, S. H. & R. P. Vari. 1988. Miniaturization in South American freshwater fishes; an overview and discussion. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 101(2): 444-465.
- Whitehead, P. J. P., G. J. Nelson & T. Wongratana. 1988. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf-herrings. *FAO species catalogue Part 2. Engraulididae*. *FAO Fisheries Synopsis*. 7 (125): 305-579.

Received February 2006

Accepted May 2006

Apêndice 2

Zuanon, J., Carvalho, L. N., Sazima, I. 2006. A chamaeleon characin: the plant-clinging and colour-changing *Ammocryptocharax elegans* (Characidiinae: Crenuchidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 17: 225-232.

A chamaeleon characin: the plant-clinging and colour-changing *Ammocryptocharax elegans* (Characidiinae: Crenuchidae)

Jansen Zuanon*, Lucélia Nobre Carvalho* and Ivan Sazima**

Most of the South American darters (Characidiinae) are drab-coloured, bottom-dwelling characins that lie in wait camouflaged against a predominately sandy or rocky substrate. In a striking contrast, *Ammocryptocharax elegans* differs from most characidiines by its ability to adopt a bright green colour while on submerged live plants. Moreover, it uses its narrow and curved-tip pectoral fins, as well as the pelvic fins, to cling to the leaves' margins and fine roots. Besides the "sit-and-wait" tactic recorded for species of *Characidium*, this darter often moves over the tridimensional substrate and scans it visually twisting the head slightly and moving the eyes sideways. While in a site with strong waterflow it moves in a hopping-like fashion over the substrate. On the other hand, it takes advantage of the slower current area created downstream of an obstacle (plant tufts, root tangles), where it hovers undulating its dorsal fin. While hovering, it moves upwards, downwards, and forwards, scanning the substrate for prey. Its diet is composed of minute aquatic immature insects. In predominantly green surroundings the Chamaeleon South American darter usually shows green attire, whereas on a darker root tangle or a dead leaf it has a drab, grayish or brownish pattern.

Introduction

Most species of the Characidiinae or South American darters are bottom-dwelling and drab-coloured characins (Géry, 1977; Buckup, 1993, 2003), which lie in wait camouflaged against sandy or rocky substrates (e.g., Sazima, 1986; Sabino & Castro, 1990; Sabino & Zuanon, 1998). Among the exceptions to this pattern there are species of *Ammocryptocharax*, which dwell on aquatic plants and exposed roots of bank vegeta-

tion (Weitzman & Kanazawa, 1976; Géry, 1977; JZ, pers. obs.). *Ammocryptocharax elegans* has green colour, and its pectoral fins are very narrow and have slightly curved tips (see Weitzman & Kanazawa, 1976). Species of *Elachocharax* also have narrow pectorals (Géry, 1977; Weitzman & Kanazawa, 1978; Weitzman, 1986) but without curved tips. Although Weitzman & Kanazawa (1976) and Géry (1977, quoting observations by R. Geisler; p. 119) note that *A. elegans* is green and lives on plants, they nevertheless suggest that its slender

* CPBA and BDFFP, Caixa Postal 478, INPA-Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 69083-970 Manaus, Amazonas, Brasil. E-mail: zuanon@inpa.gov.br

** Departamento de Zoologia and Museu de História Natural, Caixa Postal 6109, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970 Campinas, São Paulo, Brasil.

body, conical snout and ventral mouth may be related to its burrowing in sand or diving in among rocks and stones. Additionally, Taphorn (1992) and Lima et al. (2005) mention the apparent ability of *A. elegans* to change from bright green attire to brown when removed from amidst the plants and kept in captivity.

During field studies on fishes in the Amazon, we found *A. elegans* consistently associated with submerged vegetation, which lead us to hypothesize that the modified pectoral fins and the green colour are related to its strictly plant-dwelling habits. Besides general observations on the habitat and behaviour of this darter, we focused our study on the following four questions: 1) Are the narrow and curved-tip pectoral fins used to move over the plants? 2) Does its locomotion over the substrate differ in strong and weak waterflow? 3) Given its camouflaging green, is it a sit-and-wait forager? 4) Is it able to change colour according to the substrate it dwells on? Additionally, we examined a few morphological characters we regarded as related to its plant-dwelling habits. Due to its clinging on submerged plants and the ability to change colours, we propose here the English common name "chamaeleon South American darter" for *A. elegans*.

Material and methods

Most of the fieldwork was carried on in an unnamed clear-water igarapé (forest stream), a 2nd order tributary of the Rio Cuieiras in the Rio Negro drainage in Central Amazonia. Physico-chemical features of the water (pH, conductivity, and temperature) were measured with portable electrodes, and water-flow speed was estimated with a portable flow meter. The study site (02° 33'S/60°08'W, 66 m elevation) is at the Fazenda Dimona in a forest stretch of the Biological Dynamics of Forest Fragments Project – BDFFP (Gascon & Bierregaard, 2001). The study area has an uneven distribution of rainfall; the wet season is from December to May (monthly rainfall 211–300 mm) and the dry season is from June to November (42–162 mm) (Ribeiro & Adis, 1984). For a map and additional information about the study area see Gascon & Bierregaard (2001). Stream dimensions and physicochemical characteristics of the water vary little throughout the year in terra firme habitats in Central Amazonia (Bührnheim & Cox Fernandes, 2001). The studied

igarapé stretch was about 4.5 m wide and 0.4 m deep and flows over a predominantly sandy bottom with abundant emergent aquatic macrophytes. The mean water discharge was 45 m³·min⁻¹; current speed was 0.47 m·s⁻¹; pH was 4.92; conductivity was 9.3 µS·cm⁻¹; and temperature was 23–24 °C. Additional observations were conducted in a stretch of a tree-shaded igarapé in the same area (see Zuanon & Sazima, 2004 for photograph and site description).

Field observations on *A. elegans* were carried on in February 2001, August 2002, July and August 2004, and February and September 2005, totalling 9 days of fieldwork. Behaviour was recorded directly and photographed during daytime as well as night time in 19 underwater sessions while snorkelling (Sazima, 1986). We used the "ad libitum" and "behaviour" sampling rules (Martin & Bateson, 1986) throughout the study, totalling 10 h 10 min of behavioural records in situ. An underwater flashlight was used for night observations. Feeding frequency was recorded for 13 individuals during sessions of 15–30 min, in which we recorded the number of feeding lunges (defined as a movement towards a prey and picking it off). Both during the dry and wet seasons, a 20 m stretch of the streamlet was blocked with seines and *A. elegans* individuals were removed with seine nets and counted. Specimens for diet and other analyses were caught with hand nets dragged over the submerged plants.

Colour change ability was assessed in two sets of experiments conducted in situ. Eight individuals were caught among green leaves, all of them bright green but when caught they immediately changed to subdued light grayish green (likely a stress response). Each of them was kept in the stream within a plastic bottle with holes drilled to maintain water flow. Four individuals were kept in bottles with a few green leaves placed among submerged macrophytes partially exposed to sunlight. The remaining four fish were kept in bottles with a few brown leaves placed among submerged dead, brown leaves in the shadow. After 24 h the eight bottles were examined underwater and the colour of the captive individuals was recorded, the fish being released afterwards.

Sixteen specimens were measured (standard length, SL), dissected, and examined under a stereomicroscope for gut contents, and three maturing or mature females were examined for

oocyte numbers. Food items were identified to major categories and their importance in the diet was assessed by frequency of occurrence and contribution by numbers (Hyslop, 1980). Vouchers are in the fish collections of the Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA 25246, 25247, 25248, 20080, 20082, 20102) and the Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC 6295). A cleared and stained specimen (INPA 25246, 38.2 mm SL) was examined for anatomical characteristics supposedly related to locomotion and head movements during foraging. For comparative purposes we examined C & S specimens of *Characidium* cf. *pterooides* (INPA 20102), *Elachocharax pulcher* (INPA 25962), and *Ammocryptocharax minutus* (INPA 25963).

Results

We recorded *Ammocryptocharax elegans* in igarapé stretches with a predominantly sandy bottom and abundant emergent aquatic macrophytes (Fig. 1a). The fish were found mostly on the submerged leaf blades of *Thurnia sphaerocephala* (Thurniaceae), as well as on dead submerged portions of palm leaves, and exposed roots and submerged twigs of bank vegetation. During the day the darter was found perched high on the upper parts of the leaf blades or stems, its head mostly upstream (Fig. 1b). It used the pectoral fins to hold its position, grabbing the leaf edges (Figs. 1b,e). Its green to brown hues and body translucency rendered the fish difficult to visually spot in the habitat, the camouflaging effect being enhanced by its stationary posture aligned with the vegetation (Fig. 1b). When disturbed the characin released its grip and moved upstream or downstream, hovering slowly with use of almost imperceptible undulating movements of the dorsal fin (Fig. 1d). While hovering, the fins other than the dorsal remained still and the fish held a horizontal or an oblique position in the current, its head up. This swimming mode rendered the fish to resemble a piece of vegetation drifting in the current. At night time the characin was recorded resting on the same leaf blades it used during the day, although it was more sheltered. We found no support for Weitzmann & Kanazawa's (1976) suggestion of *A. elegans* burrowing in sand or diving among rocks.

Ammocryptocharax elegans is a diurnal micro-

carnivore, foraging mostly on aquatic immature insects among the vegetation. While on the leaf blades, one habitual foraging tactic was to visually scan the surroundings, supported by the stretched paired and anal fins, elevating the forebody and moving the eyes (Figs. 1c). This darter often arched its body and twisted its head. On spotting a potential prey, the fish moved forwards and lunged at it. The movement towards the prey might be either by hovering (while in a low current spot created downstream of an obstacle such as plant tufts and root tangles), or by a hopping-like fashion over and through the vegetation. Afterwards it resumed its previous position on the former perch. While on a branch or a root tangle, the darter inspected the substrate in a way similar to that described above, but moved over it by releasing and grabbing repeatedly the perch until at a lunging distance from the potential prey. While gradually moving forwards over the substrate during its prey searching, *A. elegans* usually covered distances up to about 50 cm, after which it released its grip (Fig. 1d) and drifted with the water flow to its starting point, where it resumed its former position. An unusual foraging mode was drift-feeding: on spotting a particle apparently suitable as food, the fish lunged at it from its perch or hovered to pick it off. Mean feeding frequency was 11.8 ± 8.6 sd lunges \cdot h⁻¹ (N = 13).

Ammocryptocharax elegans usually displayed body colours that matched its immediate surroundings (Fig. 1b-f). Individuals found in habitats composed mostly of green vegetation were green (Fig. 1b), whereas those found in habitats composed mostly of dead leaves or dark root tangles were grayish-brown to dark-brown (Figs. 1e,f). Some individuals changed their colours almost instantly as they moved across different substrates, whereas others retained their drab colour while temporarily perched on green twigs or vice-versa. The in situ experiments with colour changes yielded the following results: all four individuals kept among green leaves reversed to their original green colour, whereas two of the individuals kept among dead brown leaves changed to brown and two of them kept their original green colour.

The diet of *A. elegans* is based on small, benthic immature aquatic insects which dwell on periphyton (Table 1), with a conspicuous predominance of mayflies (Ephemeroptera). Number of food items per individual ranged 1-6

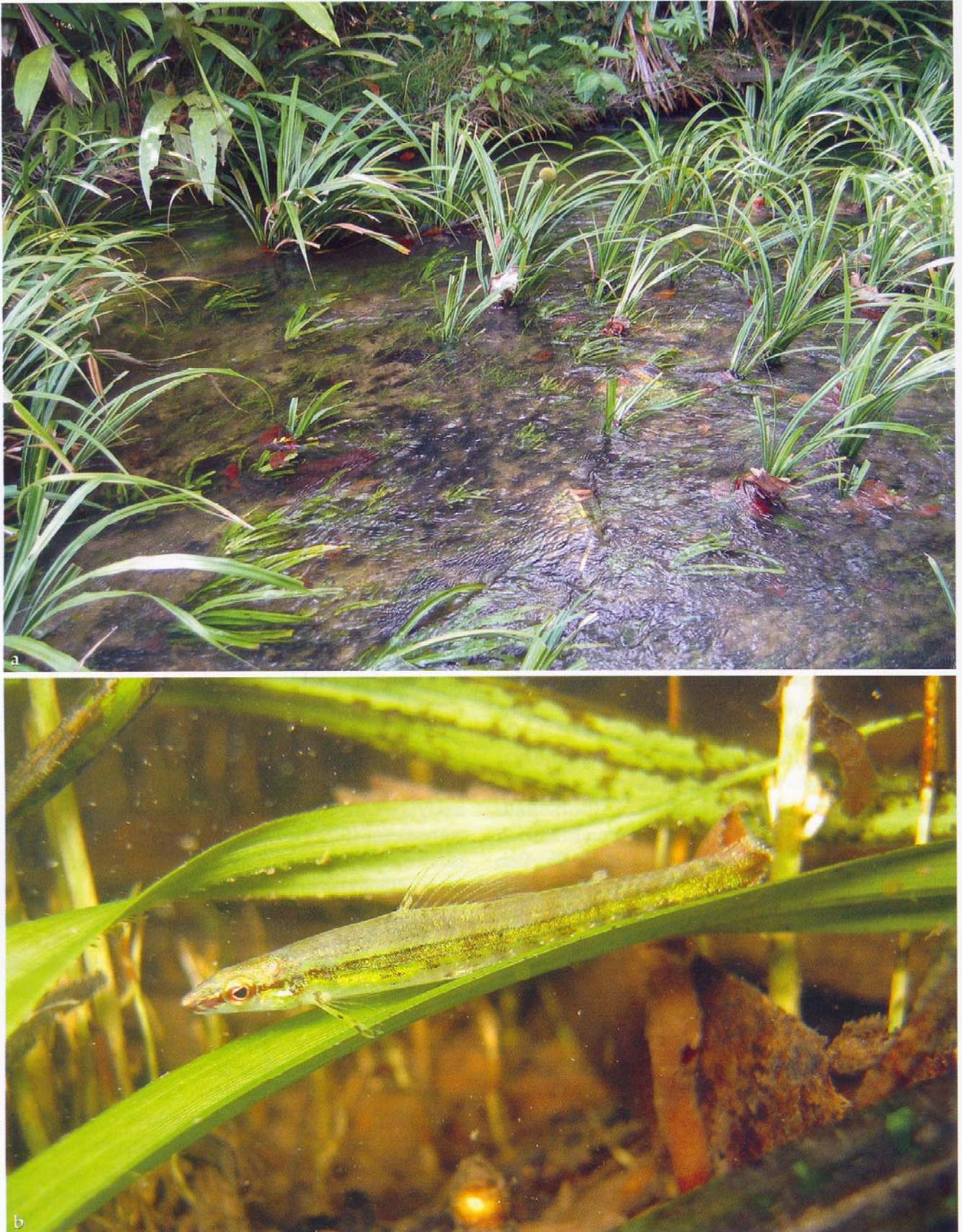


Fig. 1. Habitat and selected behaviours of *Ammocryptocharax elegans*; **a**, streamlet stretch with *Thurnia sphaerocephala* tufts; **b**, holding position on a leaf blade, the pectoral fins grabbing the leaf edge; **c**, turning eyes towards the observer; **d**, drifting downstream, the dorsal fin undulating and pectoral fins adpressed (note eyes directed to the observer). From **b** to **f**: colour matches of *A. elegans* on varied surroundings, from green to brown. Specimens not preserved.





Fig. 2. Curved tips of the first rays of pectoral fins of *Ammocryptocharax elegans* (39.6 mm SL).

($\bar{x} = 2.5 \pm 1.2$ sd), and their greatest width ranged 0.3–1.1 mm ($\bar{x} = 0.83 \pm 0.25$ sd). The digestive tube is short ($\bar{x} = 38.80\%$ SL, 35.21–45.02) and the stomach is J-shaped and clearly distinct.

Maturing and mature females were recorded only during the rainy season. Oocyte number ranged 525–1330 per female ($n = 3$). Mature oocyte diameter ranged 0.25–0.60 mm ($\bar{x} = 0.49$, $sd = 0.07$, $n = 100$). Gonad weight in a 44.4 mm SL ripe female was 44.2% of its eviscerated body weight.

Discussion

The most remarkable morphological and behavioural features of *A. elegans* are related to its plant-dwelling life in currents. Thus, the variable colours from green to brown have a camouflaging effect in its habitat, like those of other plant-dwell-

Table 1. Frequency of occurrence (F%), relative volume (V%), and contribution by numbers (N%) of food and other items in the gut of *Ammocryptocharax elegans* 34.4–45.0 mm SL (N=16) from a forest streamlet in central Amazonia.

food items	F (%)	V (%)	N (%)
Insects (larvae)	100.0	91.8	97.3
Ephemeroptera (Baetidae)	93.8	65.8	48.7
Diptera (Chironomidae)	62.5	12.5	32.9
Trichoptera (Hydropsychidae)	25.0	6.3	10.5
Diptera (Simuliidae)	12.5	1.6	3.9
Coleoptera (Elmidae)	6.3	5.6	1.3
Insects (unidentified eggs)	6.3	0.3	1.3
Algae (desmids and blue-green)	37.5	7.5	–
Plant debris	6.3	0.3	1.3

ing fish species (Edmunds, 1974; Keenleyside, 1979). The possible defensive role of the camouflage may hamper the effectiveness of visually-oriented predaceous fishes, of which syntopic species of the cichlid genus *Crenicichla* and the erythrinid genus *Hoplias* are likely candidates (pers. obs.). Additionally, the inconspicuous movements during foraging may also be related to defence against this predator type (Edmunds, 1974; Keenleyside, 1979).

The foraging mode of *A. elegans* is likely derived from the widespread sit-and-wait tactic recorded for species of *Characidium* (e.g., Sazima, 1986; Sabino & Castro & 1990; Casatti & Castro, 1998; Sabino & Zuanon, 1998), which occupy a basal position within the Characidiinae (Buckup, 1993). The specialised foraging of *A. elegans* is possible due to a set of several morphological and behavioural features, including the ability to grip the plant substrate with the use of the two first modified and curved-tip pectoral rays (Fig. 2). Although this latter feature is a very conspicuous one (see Weitzmann & Kanazawa, 1976; fig. 2) no author describes it, and its possible function was never touched upon even if the plant-dwelling habits are already recorded (e.g., Weitzmann & Kanazawa, 1976; Taphorn, 1992; Buckup, 1993).

The use of pectoral fins to grip on the undulating leaf blades or roots by *A. elegans* and probably other species within the genus seems unique within the Characidiinae (and apparently among Characiformes in general) and may represent a new mode to cope with strong currents. In some species of *Characidium* and probably in all *Melanocharacidium* species, which live in strong currents on rocks among podostemaceous or other plants, a different set of morphological and behavioural features occurs. For instance, the pectoral and pelvic fins are large and broad, and the first 3–5 rays are thickened (Buckup, 1993; Buckup et al., 2000), probably acting as a kind of hydrofoil to hold position on the substrate. Some *Characidium* species are recorded to climb waterfalls and dam walls, a behaviour believed to be an important strategy to maintain viable populations in river stretches above these barriers (Buckup et al., 2000, IS, pers. obs.).

The ability to twist the head slightly and the remarkably movable eyes of *A. elegans* likely are related to its exploiting a tridimensional and structurally complex substrate. Head twisting and very mobile eyes are well suited to the foraging mode of *A. elegans*, as its potential prey is found

anywhere on the leaf blades and/or the root tangles. Species of the more basal genus *Characidium* exploit a roughly bidimensional and less complex space, and they rely mainly on body reorientation when searching for prey instead of eye movements (e.g. Zuanon et al., 2006).

The use of dorsal fin undulation to hover against the current in the water column seems unique among Neotropical characiform fishes. *Ammocryptocharax elegans* dwells in fast-flowing streamlet stretches and likely needs a powerful fin undulation to hold its position against the current. Another characidiine known to use fin undulation to hover is *E. pulcher* (JZ, pers. obs.), which, however, dwells among leaf litter and root tangles in sluggish-flowing waters (Henderson & Walker, 1986). A detailed study of the osteological and myological characteristics of the dorsal fin of *A. elegans* is needed to elucidate this propulsion mechanism.

The microcarnivorous diet of *A. elegans* is based on autochthonous food items and is surprisingly narrow when compared with those found for species of *Characidium* (e.g., Costa, 1987; Sabino & Castro, 1990; Casatti & Castro, 1998; Sabino & Zuanon, 1998; Zuanon et al., 2006). Thus, *A. elegans* may be regarded as the most stenophagous species among the Characidiinae studied so far.

The experiments with colour changes of *A. elegans* in situ agree with our observations of free ranging individuals, and are similar to the results recorded for the plant-dwelling and colour-changing armoured catfish *Acestridium dichromum* (Retzer et al., 1999). The two *A. elegans* individuals that showed no colour changes might be less prone to match their substrate or even be unable of changing their colours at all, as proposed by Retzer et al. (1999) in a similar experiment with the catfishes *A. dichromum* and *A. martini*.

We regard the behavioural and morphological features of *Ammocryptocharax elegans* as directly related to its dwelling on plants in fast water flow. As this genus is the most derived among Characidiines (Buckup, 1993) we postulate that similar, "precursor-like" features and/or behaviour are to be found among its sister taxa such as *Leptocharacidium* and *Melanocharacidium*, which also dwell in similar habitats (e.g. Bührnheim & Cox Fernandes, 2001).

Acknowledgments

We thank O. Marinho for preparing the C & S specimens; J. F. T. Andes Jr., F. Mendonça, O. Pereira, L. Souza and E. Venticinque for helping in the field work; the Biological Dynamics of Forest Fragments Project (INPA/Smithsonian) for logistical and financial support at the Fazenda Dimona; P. A. Buckup (Museu Nacional, UFRJ), A. M. Zanata and two anonymous referees for valuable suggestions on the manuscript; the CNPq, FAPESP, FAPESP, and Fundação O Boticário for essential financial support. LNC and IS are recipients of scholarships from the CNPq-Brazil. Contribution 471 of the BDFP Project, and 06 of the Ygarapés Project.

Literature cited

- Buckup, P. A. 1993. Phylogenetic interrelationships and reductive evolution in Neotropical Characidiine fishes (Characiformes, Ostariophysi). *Cladistics*, 9: 305-341.
- 2003. Family Crenuchidae (South American darters). Pp. 87-95 in R. E. Reis, S. O. Kullander & C. J. Ferraris (eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Edipucrs, Porto Alegre.
- Buckup, P. A., C. Zamprogno, F. Vieira & R. L. Teixeira. 2000. Waterfall climbing in *Characidium* (Crenuchidae: Characidiinae) from eastern Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 11: 273-278.
- Bührnheim, C. M. & C. Cox Fernandes. 2001. Low seasonal variation of fish assemblages in Amazonian rain forest streams. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 12: 65-78.
- Casatti, L. & R. M. C. Castro. 1998. A fish community of the São Francisco River headwaters riffles, southeastern Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 9: 229-242.
- Costa, W. J. E. M. 1987. Feeding habits of a fish community in a tropical coastal stream, Rio Mato Grosso, Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 22: 145-153.
- Edmunds, M. 1974. Defence in animals. Harlow, Longman, 357 pp.
- Gascon, C. & R. O. Bierregaard. 2001. The biological dynamics of forest fragments project. Pp. 31-42 in R. O. Bierregaard, C. Gascon, T. E. Lovejoy & R. C. G. Mesquita (eds.), Lessons from Amazonia, the ecology and conservation of a fragmented forest. Yale University Press, New Haven.
- Géry, J. 1977. Characoids of the world. T.F.H. Publications, Neptune City, 672 pp.
- Henderson, P.A. & I. Walker. 1986. On the leaf litter community of the Amazonian blackwater stream Tarumazinho. *Journal of Tropical Ecology*, 2: 1-17.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17: 411-429.

- Keenleyside, M. H. A. 1979. Diversity and adaptation in fish behaviour. Springer, Berlin, 208 pp.
- Lima, F. C. T., L. Ramos, T. Barreto, A. Cabalzar, G. Tenório, A. Barbosa, F. Tenório & A. S. Resende. 2005. Peixes do Alto Tiquié. Pp. 111-282 in A. Cabalzar (ed.), Peixe e gente no Alto Rio Tiquié: conhecimentos Tukano e Tuyuka, ictiologia e etnologia. Instituto Socioambiental, São Paulo.
- Martin, P. & P. Bateson. 1986. Measuring behaviour, an introductory guide. Cambridge University, Cambridge, 200 pp.
- Retzer, M. E., L. G. Nico & F. R. Provenzano. 1999. Two new species of *Acestridium* (Siluriformes: Loricariidae) from southern Venezuela, with observations on camouflage and color change. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 10: 313-326.
- Ribeiro, M. G. R. & J. Adis. 1984. Local rainfall variability- a potential bias for bioecological studies in the Central Amazon. *Acta Amazonica*, 14: 159-174.
- Sabino, J. & R. M. C. Castro. 1990. Alimentação, período de atividade e uso de espaço dos peixes de um riacho da Floresta Atlântica (sudeste do Brasil). *Revista Brasileira de Biologia*, 50: 23-36.
- Sabino, J. & J. Zuanon. 1998. A stream fish assemblage in Central Amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 8: 201-210.
- Sazima, I. 1986. Similarities in feeding behaviour between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. *Journal of Fish Biology*, 29: 53-65.
- Taphorn, D. C. 1992. The characiform fishes of the Apure River drainage, Venezuela. *Biollania, Edición Especial* 4: 1-537.
- Weitzman, S. H. 1986. A new species of *Elachocharax* (Teleostei: Characidae) from the Río Negro region of Venezuela and Brazil. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 99: 739-747.
- Weitzman, S. H. & R. H. Kanazawa. 1976. *Ammocryptocharax elegans*, a new genus and species of riffle-inhabiting characoid fish (Teleostei: Characidae) from South America. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 89: 325-346.
- Weitzman, S. H. & R. H. Kanazawa. 1978. The South American fish genus *Elachocharax* Myers with a description of a new species (Teleostei: Characidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 91: 158-183.
- Zuanon, J., F. A. Bockmann & I. Sazima 2006. A remarkable sand-dwelling fish assemblage from central Amazonia, with comments on the evolution of psammophily in South American freshwater fishes. *Neotropical Ichthyology*, 4: 107-118.
- Zuanon, J. & I. Sazima. 2004. Natural history of *Stauroglanis gouldingi* (Siluriformes: Trichomycteridae), a miniature sand-dwelling candiru from central Amazonian streamlets. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 15: 201-208.

Received 14 June 2006
 Revised 11 September 2006
 Accepted 1 October 2006

Apêndice 3

Sazima, I.; Carvalho, L. N.; Mendonça F. P.; Zuanon, J. 2006. Fallen leaves on the water-bed: diurnal camouflage of three night active fish species in an Amazonian streamlet. *Neotropical Ichthyology*, 4 (1): 119-122.

Fallen leaves on the water-bed: diurnal camouflage of three night active fish species in an Amazonian streamlet

Ivan Sazima*, Lucélia Nobre Carvalho**,
Fernando Pereira Mendonça**, and Jansen Zuanon**

Resemblance to dead leaves is a well known type of camouflage recorded for several small vertebrates that dwell in the leaf and root litter on the ground. We present here instances of such resemblance in three species of nocturnal fishes (Siluriformes and Gymnotiformes) that spend the daytime among submersed root-tangle with leaf litter in Amazonian streams. All three species are very difficult to spot visually, due both to their shape and colors which blend with the substrate, as well as to the heterogeneous nature of their cover. Two species were recorded to lie on their sides, which adds to their resemblance to dead leaves. When disturbed, one species may drift like a waterlogged leaf, whereas another moves upwards the root-tangle, exposing its fore body above the water surface. We regard their leaf-like shapes, cryptic colors, and escape movements as a convergence in defensive responses to visually hunting aquatic vertebrates, most likely diurnal predaceous fishes.

Semelhança com folhas mortas é um tipo bem conhecido de camuflagem, presente em diversos pequenos vertebrados que vivem em meio à serapilheira do chão da floresta. Apresentamos aqui exemplos deste tipo de semelhança em três espécies de peixes de hábitos noturnos (Siluriformes e Gymnotiformes) que permanecem durante o dia em meio a aglomerados de raízes e folhas submersas em igarapés amazônicos. As três espécies são difíceis de localizar visualmente, tanto devido ao formato e cores, que se confundem com o substrato, como pela heterogeneidade estrutural dos seus abrigos. Duas espécies foram observadas deitadas de lado durante o dia, o que aumenta sua semelhança com folhas mortas. Quando perturbada, uma das espécies deixa-se levar à deriva como uma folha semi-encharcada, ao passo que outra espécie se desloca para cima, nos aglomerados de raízes, expondo a porção anterior do corpo acima da superfície da água. Consideramos o formato semelhante a uma folha, as cores crípticas e os movimentos de fuga, como uma convergência de respostas defensivas a vertebrados aquáticos que caçam visualmente orientados, provavelmente peixes predadores de hábitos diurnos.

Key words: Crypsis, leaf resemblance, defence against predators, Siluriformes, Gymnotiformes.

Introduction

Resemblance to dead leaves is a well known type of crypsis recorded for several small vertebrates that dwell in the leaf and root litter of the forest floor (Cott, 1940; Edmunds, 1974). This defence type contains both camouflaging and disruptive colour components and is regarded as effective against visually guided predators (Edmunds, 1974; Vane-Wright, 1976). Different cryptic animals that live in the same habitat usually have similar shapes and colors, in remarkable instances of convergence (e.g., Cott, 1940). Fishes that resemble dead leaves are known both from freshwater and marine environments, this disguise being used both for defence and hunting (e.g., Cott, 1940; Breder, 1946; Randall & Randall, 1960).

We present here instances of resemblance to dead leaves in three species of nocturnal fishes that spend the daytime among submersed root-tangle with leaf litter in Amazonian streams. We regard their cryptic colors, leaf-like shapes, and escape movements as a convergence of defensive responses to visually hunting aquatic vertebrates, most likely diurnal predaceous fishes.

Material and Methods

Field observations were conducted in July and August 2004, and September 2005, totaling 4 days in an unnamed clear-water igarapé (forest stream), a 2nd order tributary of the Rio Cuieiras in the Rio Negro drainage in Central Amazonia

*Departamento de Zoologia and Museu de História Natural, Caixa Postal 6109, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970 Campinas, São Paulo, Brazil. e-mail: isazima@unicamp.br

**CPBA, Caixa Postal 478, INPA-Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 69083-970 Manaus, Amazonas, Brasil

(see Zuanon & Sazima, 2004 for photograph and site description). For a map and additional information about the study area see Bührnheim & Cox-Fernandes (2001), and Gascon & Bierregaard (2001).

Behaviour of the fishes was recorded directly and photographed during daytime as well as night time in 5 underwater sessions while snorkelling (Sazima, 1986). “Focal animal” and “all occurrences” samplings (Lehner, 1998) were used throughout the study, totaling 130min of behavioral records *in situ*. Underwater flashlights were used for night observations. For additional observations and some of the underwater photographs a mesh enclosure that accommodated one observer was mounted on the stream bed. Under these circumstances, the proneness to lie on its side was tested for the three species: we carefully handled the fishes underwater and put them lying on their sides on the leaf litter or the root-tangle. Vouchers are in the fish collections of the Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA 250107, 250108, 25111) and the Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC 5930, 6297, 6298). Due to their resemblance to dead leaves and escape behaviour, we propose here the English common names “Drifting-leaf catfish” for *Tetranematichthys quadrifilis*, “Leaf-catfish” for *Helogenes marmoratus*, and “Leaf-knifefish” for *Steatogenys duidae*.

Results

The catfishes *Tetranematichthys quadrifilis* (Auchenipteridae), *Helogenes marmoratus* (Cetopsidae), and the knifefish *Steatogenys duidae* (Hypopomidae) bear morphological and color resemblances to the components of the root-tangle with leaf litter they rest at daytime. While within the root-tangle all three species are very difficult to spot visually, due both to their shape and colors which blend with the substrate, as well as to the heterogeneous nature of their cover (Fig. 1). Especially impressive is the colour pattern of *T. quadrifilis* and *H. marmoratus*, which resembles that of dead leaves (Fig. 2). In both species the fins have a colour similar to that of the body. The mottled pattern and the high and short body of *S. duidae* favor its resemblance to a dead leaf (Fig. 1).

While within the leaf litter layers anchored on roots or branches in the stream bed at daytime, both *T. quadrifilis* and *S. duidae* were recorded to lie on their sides (Fig. 2). The three species have strongly compressed body, which adds to their resemblance to dead leaves.

When its diurnal shelter was disturbed, *T. quadrifilis* left the debris and drifted like a waterlogged leaf moving slowly in the water flow, with no apparent movements of its fins. Similar but less pronounced behaviour was recorded for *S.*



Fig. 1. Habitat and aspect of three root-tangle and leaf-litter inhabiting fish species photographed underwater in an Amazonian streamlet: *Tetranematichthys quadrifilis* (77.7 mm SL, INPA 25107, top right), *Steatogenys duidae* (129.22 mm TL, INPA 25018, bottom left), and *Helogenes marmoratus* (59.8 mm SL, INPA 25111, bottom right).

duidae, which drifted in an oblique position towards the debris-littered bottom, its anal fin undulating. On the other hand, *H. marmoratus* moved upwards the root-tangle, exposing its head or fore body above the water surface (Fig. 2) even at nightfall. If disturbed further, it quickly swam in an upright position towards the nearest debris shelter (but see Le Bail *et al.*, 2000 for sidelong swimming). At night both catfish species moved near the surface apparently foraging. No knife-fish was recorded at night.

In our simple daytime field tests *T. quadrifilis* was the species most prone to lie on its side (Fig. 2), whereas *H. marmoratus* and *S. duidae* quickly resumed their upright position among the root-tangle.

Discussion

The best known examples of resemblance of fishes to dead leaves are given by one freshwater species, *Monocirrhus polyacanthus* (Polycentridae) and two saltwater ones, *Platax orbicularis* (Ephippidae) and *Lobotes surinamensis* (Lobotidae). However, these are diurnally active fishes (e.g., Breder, 1946; Randall & Randall, 1960; Carvalho-Filho, 1999; Britz & Kullander, 2003) that use this crypsis type both for

defence and for hunting their prey (aggressive camouflage, see Cott, 1940). The dead leaf disguise for hunting is particularly well documented for *Monocirrhus polyacanthus*, which moves unobtrusively towards the intended prey using its transparent fins (e.g., Cott, 1940; Britz & Kullander, 2003).

On the other hand, the three instances presented here relate to fish species that are nocturnally active foragers (Vari & Ortega, 1986; Sabino & Zuanon, 1998; JZ, pers. obs.) while moving upstream. Thus, their leaf resemblance most probably is used for defence only, both at daytime (all three species while resting) and at night time (*T. quadrifilis* while drifting downstream). Drifting as a defence is recorded for several small fishes with dead leaf or debris-like aspect (e.g., Breder, 1946; Randall & Randall, 1960; Sazima & Carvalho-Filho, 2003).

Lying on its side within aquatic leaf litter is already known for *H. marmoratus* (Le Bail *et al.*, 2000) and was recently recorded for some species of the trichomycterid genus *Listrura* (IS, pers. obs.). Thus, leaf resemblance and the tendency to lie on the side is known for at least three distinct groups of Siluriformes and is likely related to their morphology (laterally compressed body and long anal fin), which improves the camouflaging effect within the root-tangle and leaf debris.



Fig. 2. Three leaf-shaped and cryptically colored fish species photographed underwater lying on their sides, and one escape response out of the root-tangle: *Steatogenys duidae* (top left), *Helogenes marmoratus* (top and bottom right), and *Tetranematichthys quadrifilis* (bottom left). Note body shape and color resemblance to dead leaves in the three species, as well as the fore body of *H. marmoratus* above the water surface in the bottom right picture (mauve asterisk).

Exposition out of the shelter and above water surface and remaining still, as here recorded for *Helogenes marmoratus*, is uncommonly recorded as a defensive response in Neotropical freshwater fishes (but see Sazima & Machado, 1989, for the cichlid *Laetacara dorsigera*). Besides our records, Lima *et al.* (2005) note that *H. marmoratus* jumps on the bank during rotenone fishing by Tukano and Tuyuka indigenous people, then jumping back to the stream after water renovation.

Taken together, the cryptic color patterns, the leaf-like shapes, and the escape movements of the three fish species recorded here may be viewed as defensive responses to diurnal, visually hunting aquatic vertebrates, most likely predaceous fishes. Species of the syntopic cichlid genera *Crenicichla* and *Cichla*, which live in the same or similar habitats in Central Amazon (Sabino & Zuanon, 1998) are likely predator candidates (*C. lepidota* was recorded searching for prey by disturbing the leaf-litter on the bottom in the Pantanal region, Central Brazil – IS, pers. obs.). The defensive value of this crypsis type may be tested with use of enclosures in the habitat, or in suitably monted aquaria, in presence of a potential predator fish. We regard the instances of crypsis presented here as a convergence among sympatric, small, and nocturnally active fishes that rest at daytime among root-tangle with leaf litter in Neotropical streams.

Acknowledgements

We thank C. Sazima for valuable suggestions on the manuscript; the Biological Dynamics of Forest Fragments Project (INPA/Smithsonian) for logistical and financial support; the CNPq, FAPEAM, FAPESP, and Fundação O Boticário for essential financial support. Contribution 458 of the BDFF Project, and 05 of the Ygarapés Project.

Literature cited

- Breder, C. M. 1946. An analysis of the deceptive resemblance of fishes to plant parts, with critical remarks on protective coloration, mimicry and adaptation. *Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection* 10(2): 1-49.
- Britz, R & S. O. Kullander. 2003. Family Polycentridae (Leaffishes). Pp. 603-604. In: Reis, R. E., S. O. Kullander & C. A. Ferraris, Jr. (Eds). *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Porto Alegre, Edipucrs, 729p.
- Bührnheim, C. M. & C. Cox-Fernandes. 2001. Low seasonal variation of fish assemblages in Amazonian forest streams. *Ichthyological Explorations of Freshwaters*. 12 (1): 65-78.
- Carvalho-Filho, A. 1999. *Peixes: costa brasileira*. 3ª ed. São Paulo, Melro, 283p.
- Cott, H. B. 1940. *Adaptive coloration in animals*. London, Methuen, 508p.
- Edmunds, M. 1974. *Defence in animals*. Harlow, Longman, 357 pp.
- Gascon, C. & R. O. Bierregaard. 2001. The biological dynamics of forest fragments project. Pp. 31-42. In: Bierregaard, R. O., C. Gascon, T. E. Lovejoy & R. C. G. Mesquita (Eds.). *Lessons from Amazonia, the ecology and conservation of a fragmented forest*. New Haven, Yale University Press, 478 pp.
- Le Bail, P.-Y, P. Keith & P. Planquette. 2000. *Atlas des poissons d'eau douce de Guyane*. Tome 2, fascicule II: Siluriformes. Patrimoines naturels (M.N.H.N/SPN), 43 (II), 307p
- Lehner, P. N. 1998. *Handbook of ethological methods*. 2nd ed. New York, Cambridge University Press, 672p.
- Lima, F. C. T., L. Ramos, T. Barreto, A. Cabalzar, G. Tenório, A. Barbosa, F. Tenório & A. S. Resende. 2005. *Peixes do Alto Tiquié*. Pp. 111-282. In: Cabalzar, A. (Ed.). *Peixe e gente no Alto Rio Tiquié: Conhecimentos Tukano e Tuyuka, ictiologia e etnologia*. São Paulo, Inst. Socioambiental, 339 p.
- Randall J. E. & H. A. Randall. 1960. Examples of mimicry and protective resemblance in tropical marine fishes. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*, 10: 444-480.
- Sabino, J & J. Zuanon. 1998. A stream fish assemblage in Central Amazonia: distribution, activity patterns, and feeding behavior. *Ichthyological Explorations of Freshwaters*, 8(3): 201-210.
- Sazima, I. 1986. Similarities in feeding behaviour between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. *Journal of Fish Biology*, 29(1): 53-65.
- Sazima, I. & A. Carvalho-Filho, 2003. Natural history of the elusive blenny *Lupinoblennius paivai* (Perciformes: Blenniidae) in coastal streams of southeast Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 14(2):175-184.
- Sazima, I & F. A. Machado. 1989. Melhor em seco que na água: uma tática defensiva do peixe *Laetacara dorsigera* (Cichlidae). *Ciência e Cultura*, 47(1): 1014-1016.
- Vane-Wright, R. I. 1976. A unified classification of mimetic resemblances. *Journal of Linnean Society, London*, 8(1): 25-56.
- Vari, R. P. & H. Ortega. 1986. The catfishes of the Neotropical family Helogenidae (Ostariophysi: Siluroidei). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 442: 1-20.
- Wickler, W. 1968. *Mimicry in plants and animals*. New York, McGraw, 255p.
- Zuanon, J. & I. Sazima. 2004. Natural history of *Stauroglanis gouldingi* (Siluriformes: Trichomycteridae), a miniature sand-dwelling candiru from central Amazonian streamlets. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 15(3): 201-208.

Received October 2005
Accepted February 2005

Apêndice 4

Carvalho, L. N.; Zuanon, J.; Sazima, I. 2007. Natural History of Amazon Fishes. In: International Commission on Tropical Biology and Natural Resources, (Eds. Kleber Del Claro et al.), In: Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS), Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford ,UK. [<http://www.eolss.net>]

NATURAL HISTORY OF AMAZON FISHES

Lucélia Nobre Carvalho and **Jansen Zuanon**

Coordenação de Pesquisas em Biologia Aquática, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Brazil

Ivan Sazima

Departamento de Zoologia and Museu de História Natural, Universidade Estadual de Campinas, Brazil

Keywords: Ichthyofauna, aquatic ecology, fish behavior, biological conservation.

Contents

1. Introduction
2. Main aquatic environments of the Amazon
3. Fish diversity and community structure
4. Time and space: activity periods, territoriality, and resource partitioning among fishes
5. Reproduction: different responses to environmental factors
6. Feeding tactics, trophic specializations, and ecological interactions
7. Predator-prey interactions: taking the chances
8. Defense by disguise: dealing with risks posed by visually guided predators
9. Conclusions and perspectives

Acknowledgments

Glossary

Bibliography

Summary

The Amazon ichthyofauna exploits a wide variety of food types by means of an equally diverse array of feeding tactics. Food availability for fishes in the Amazon Basin is subject to strong seasonal changes, resulting in predominance of species with generalist and opportunistic feeding habits. Nevertheless, some feeding specialists such as blood-feeding candirus and scale-eating fishes do not depend on food resources derived directly from the plankton- or detritus-based food chains, or from the riparian forests. The seasonal floods in the Amazon result in an increase of the availability of shelters and peaks of food abundance for non-piscivorous fishes, which constitute the main factors controlling the reproductive activities of most fish species in large river systems. In forest streams where the floods are unpredictable and very short, local rainfall triggers the spawning activities of most fish species. During the low water period, most fishes subsist on the fat reserves they accumulated in the flooding season, but mortality by predation is intense. Such predator-prey interactions include a vast array of hunting and defensive tactics. Avoiding, hampering, or confusing predators is one of the most efficient and low cost defense alternatives, which include varied types of camouflage (in complex environments or substrates), transparency (in open water habitats), and mimicry. Nevertheless, predator-prey relations are not restricted to strictly aquatic animals, and fishes must cope with attacks of terrestrial animals as well. The obvious advances in our knowledge about the world's most diverse freshwater fish fauna notwithstanding, the Amazon region is increasingly threatened by accelerated deforestation, water pollution, advances of the agricultural frontiers, and urbanization. More information on the ecology and natural history of Amazon fishes is urgently needed before their permanent loss due to habitat destruction.

1. Introduction

Natural history is the primary source of information about organisms and their relation to the environment in which they live, leading to basic questions: What animal is this? Where does it live? How many live here? How do they survive and reproduce? Knowledge about an animal's natural history may help to formulate questions to supply and integrate different lines of biological research. In this way, natural history coupled with systematics plays an important role in recognizing and quantifying biological diversity and, consequently, helping its conservation. For instance, ecological studies depend on natural history information to make sound predictions about the effects of climate change on organisms and biological communities. Actually, natural history and behavioral studies are very reliable sources of information, and several publications stress the importance of the knowledge of animal behavior in biological conservation planning.

Ichthyofaunal studies in the Amazon began in the mid seventeenth century, when several European naturalists traveled to the region during large and long lasting (years, in some cases) field expeditions. Among these expeditions were those of Alfred Russell Wallace and of Johann Natterer, who made detailed explorations of the Negro River and its tributaries. The ichthyological collections of Wallace were lost in a shipwreck; however, Wallace survived and saved his important illustrations of fishes, which were eventually published 150 years later. The historic expedition led by the North American ichthyologist Jean Louis Rodolphe Agassiz (known as the Thayer Expedition) was also an important mark in the understanding of the complexity of the Neotropical ichthyofauna. In this initial phase, several aspects of the natural history of Amazonian fish were recorded and published as anecdotal information, almost as appendices of the taxonomic work of cataloguing species.

After this period, ichthyological studies concentrated on the understanding of a lesser number of species of commercial fishing interest, found mainly in the large, muddy, and easily reachable floodplain rivers. This biased focus on large species resulted in very scarce knowledge about the diversity, biology and ecology of the vast majority of mostly small, Amazonian fishes, as well as the details of their interactions with other species and with the environment.

Recent studies have generated valuable data that aids the understanding of the mechanisms underlying the generation and maintenance of the huge diversity of Amazonian fish fauna. However, the acquisition of information cannot cope with the accelerated rhythm of environmental and habitat degradation and losses. Hopefully the destruction process of the forest and its associated aquatic environments may be halted before irreversible losses compromise the minimal understanding of life histories of the most diverse freshwater ichthyofauna on the planet.

2. Main aquatic environments of the Amazon

The diversity of fishes in the Amazon reflects, to a large extent, the heterogeneity of available aquatic environments. Different types of aquatic environments have structural characteristics, connectivity, and dynamics that condition the presence of heterogeneous groups of species, mostly due to their biological characteristics and ecological requirements. The main types of aquatic environments available to fishes in the Amazon are

- the large floodplain rivers and their marginal floodable areas;
- the immense network of small streams that drain large portions of *terra firme* (non-floodable) forest areas;

- the rivers that drain the Guiana and Central Brazilian plateaus and that contain long stretches of rapids and waterfalls; and
- the deep channel of large rivers, characterized by great depth, absence of light, and strong currents.

Each of these environments holds a diversity of habitats and microhabitats that contribute to the existence of a large number of fish species, some of which occupy very specialized ecological niches.

In large rivers, the strong seasonal variation associated with annual flood pulses result in environments that are temporarily (but predictably) available for fishes, and harbor characteristic fish assemblages. Large sandy and/or muddy beaches harbor high species richness during the Amazonian dry season, including fishes that typically occur in these environments as well as many species of occasional occurrence. During the flooded or rainy season, the large rivers overflow their banks and spread over large areas of adjacent low-lying terrain, forming interconnected lakes and channels that sustain high biological productivity. River banks and lake edges of muddy river systems (known regionally as *várzeas*) are colonized by a diverse array of herbaceous aquatic and semi-aquatic plants, which provide shelter and foraging habitat for many fish species, including juvenile individuals of large and medium sized fish species that are the basis of commercial fisheries in the region. Extensive areas of forest are flooded for a period of several months, which coincides with the fruiting of many plant species. That is the time in which several fish species obtain a surplus of food that result in accumulation of large fat reserves allowing their survival during the dry season, when the water recedes to the large river channels. These same reserves provide the required energy for reproduction, which takes place at the onset of the next rainy season.

Most of the waters that fill the large floodplain rivers come from an immense network of small forest streams (locally known as *igarapés*), which join to form the main tributaries of the Amazon River. These small streams are not subject to the annual flood pulse, and depend on local rainfall for the maintenance of biological and ecological processes. In these forest streams, a succession of meanders causes variations in the water flow and the structure of the channel that influence the accumulation of leaf litter, sand, tree branches and trunks, tangled roots from the bank vegetation, and small rapids, each of which harbor characteristic groups of small fish species. A considerable number of these fishes occur exclusively in the small water courses, and contribute significantly to the high regional fish species richness in the Amazon. Different from large lowland rivers, small forest streams have acidic waters, are nutrient-poor and strongly shaded by the forest canopy. Their own primary production is not enough to maintain resident populations of aquatic organisms. The strong dependence upon food resources produced by the surrounding riparian forest is one of the most important ecological characteristics of Amazonian terra firme streams.

Besides composing one of the main features in the landscapes of Amazon sedimentary lowlands, the channel of large rivers harbors a very diverse ichthyofauna, composed mostly of fishes specialized for life in the darkness of those deep waters. In a broad perspective, the main channel of large rivers seems to be a relatively homogeneous environment, but this uniformity of conditions does not seem compatible with the high fish species richness found there. In fact, large river channels seem to vary in substrate composition, current speed, and depth that condition the presence of certain fish species. Recent studies resulted in the description of several new species that live exclusively in the deep channels of Amazonian rivers (e.g. the catfishes *Cetopsis oliveirai*, *Micromyzon akamai*, *Propimelodus caesius*, and *Exallodontus aguanai*). Judging from the number of unexplored rivers in the region, many more new species still await to be discovered and described from these deep waters.

The fish fauna of deep Amazonian river channels is composed mostly of catfishes (Siluriformes) and electric or knife-fishes (Gymnotiformes). The common characteristic of these groups, which probably explains their success in this environment, is the fact that they do not depend on light to move around, locate food, and find mates. Catfishes usually have well developed barbels with which they recognize chemical and tactile stimuli to orient themselves and interact with other organisms. Electric fishes recognize environmental characteristics and the presence of other fishes or prey by distortions of the electric fields they generate. The absence of light in deep river channels also indicates that vision does not play an important role in the communication between these fishes, and the presence of minute eyes (in some cases even vestigial) in many of these species strengthens this hypothesis. The majority of these fish species are pale colored, often pinkish; nevertheless, the presence of contrasting dark marks in several species may indicate that they may occasionally venture into the shallow and better lit river edges. An alternative explanation is that such bold color patterns may be evolutionary retentions of morphological traits shared with related species that dwell in shallower and/or clearer waters.

Primary productivity in the deep channels, where light is almost absent, is supposed to be extremely low. Even a possible food chain based on organic detritus depends on the productivity of other parts of the aquatic environment. In this way, the predictable dependence on external food sources indicates that the majority of deep-channel fish should have a generalized diet, due to opportunistic consumption of food brought down by currents. Similarly, the absence of dark and light phases through the 24 hour cycle, associated with the unpredictable availability of food, should generate foraging patterns that do not differ greatly throughout the daily cycle. Still, it is possible that the majority of the trophic relationships among these species are based on predation, with a high proportion of carnivores and piscivores. The presence of tail portions of other Gymnotiformes in the gut of *Magosternarchus raptor*, a deep channel dwelling knife fish, seems to support this suggestion. Studies on the trophic relations between deep-channel fish assemblages are needed.

The great Amazon River, which forms the backbone of the large hydrographic basin that drains the region, is joined by a series of tributaries that drain the upper terrains of the Guianas and Central Brazil plateaus. These rivers are characterized by turbulent, fast-moving clear waters and predominantly rocky beds, and enter the Amazonian sedimentary lowlands through a series of rapids and waterfalls. In such rivers, variations in size and arrangement of rocks and in the depth of the channel create a variety of microhabitats that are occupied by an impressive number of fish species. A great part of these species depend directly or indirectly on the periphyton covering the submerged rocks as its food source. The ichthyofauna of these environments is composed of a wide variety of fish species morphologically adapted to life in turbulent waters. These fishes employ diverse feeding strategies based on grazing on algae and rock-dwelling aquatic plants (Podostemaceae), and on a diet composed of invertebrates (mainly immature insects, mollusks and crustaceans) that dwell in crevices and undersides of submerged rocks.

One of the most distinct characteristics of rapids and waterfalls is their discontinuity in the landscape. The rapids zones in the lower courses of those Amazon River tributaries are separated from each other by long stretches of deep channels, with lower water flow and (frequently) high turbidity. That set of characteristics may function as ecological barriers to the rheophilic (rapids-dwelling) fish species, resulting in the isolation of fish assemblages associated with rapids. Such isolation is supposed to have been actively splitting those fish populations over long periods (in fact, on a geologic time scale), which may have contributed to the high degree of endemism of rapids-dwelling fishes. Unfortunately, these unique environments have been strongly threatened by construction of hydroelectric dams, which changed rapids stretches into enormous artificial lakes, with environmental conditions (water flow, dissolved oxygen content, temperature, substrate, biological productivity) very different from the

original situation. These environmental changes cause an irreversible loss of biodiversity (endemic species or genetic varieties) and the associated biological and evolutionary information.

Finally, it must be emphasized that the diversity of Amazonian fish fauna is not made up only by the large landscape units mentioned in this section. Special environments that frequently get unnoticed by most people (including researchers) may also hold unique species. Examples of this type of environment are underground running waters, percolating through rocky and clay-rich areas throughout the region. Both the hyporheic (waters that run in the ground under the main river beds) and phreatic waters (that fill the small interstices of the subsoil in terrestrial environments) may constitute large and unexpected environments for fishes. Recently, studies on systematics and ecology of a few small catfish species of the family Heptapteridae revealed that at least two species of the genus *Phreatobius* live predominantly in subterranean waters, appearing in wells dug as water sources in small villages. The absence of light and the very small free spaces in these environments lead to many interesting questions. How do these fish spatially orient themselves in the subterranean environment? Is there autochthonous (native, locally generated) biological productivity in these environments? What kinds of food are consumed by these catfishes? What other groups of animals live in subterranean waters? These and other questions reveal a new and exciting frontier of ichthyological and ecological research in the Amazon, and certainly more surprises are to be expected.

3. Fish diversity and community structure

The impressive diversity of Amazonian ichthyofauna (with about 3000 species) has been attributed to factors as diverse as the age and size of the drainage system; habitat succession and niche diversity made available by river, lakes, and flooded areas; the high proportion of lowlands with stable environmental conditions, capable of supporting a large abundance of fishes; and the incorporation of rivers and other basins through a diversity of geologic events, causing a mixture of fish faunas of different origins.

Table 1- Number of valid species of freshwater fishes occurring in Neotropical freshwaters and those with recorded occurrence in the Amazon. Records include Tocantins/Araguaia basin but not Magdalena and Maracaybo drainages. Main habitat refers to the habitat occupied by most species in the family. Modified from Reis et al. (2003)^a.

Family	Number of valid species	Number of species in Amazonia	Main habitat
Carcharhinidae	1	1	Marine
Pristidae	2	2	Marine
Potamotrygonidae	18	12	Freshwater
Osteoglossidae	2	2	Freshwater
Arapaimatidae	1	1	Freshwater

Megalopidae	1	1	Estuarine
Ophichthidae	1	1	Marine
Clupeidae	10	1	Marine
Engraulididae	20	11	Marine
Pristigasteridae	5	5	Freshwater
Parodontidae	23	10	Freshwater
Curimatidae	97	60	Freshwater
Prochilodontidae	21	10	Freshwater
Anostomidae	138	87	Freshwater
Chilodontidae	7	7	Freshwater
Crenuchidae	73	38	Freshwater
Hemiodontidae	28	26	Freshwater
Gasteropelecidae	9	8	Freshwater
Characidae	952	504	Freshwater
Acestrorhynchidae	15	12	Freshwater
Cynodontidae	14	11	Freshwater
Erythrinidae	15	6	Freshwater
Lebiasinidae	61	39	Freshwater
Ctenoluciidae	7	5	Freshwater
Cetopsidae	20	15	Freshwater
Aspredinidae	36	22	Freshwater
Trichomycteridae	171	56	Freshwater
Callichthyidae	177	122	Freshwater
Scoloplacidae	4	4	Freshwater
Loricariidae	673	280	Freshwater

Heptapteridae	186	94	Freshwater
Pimelodidae	83	44	Freshwater
Pseudopimelodidae	26	11	Freshwater
Ariidae	46	15	Marine
Doradidae	74	64	Freshwater
Auchenipteridae	91	68	Freshwater
Gymnotidae	19	12	Freshwater
Sternopygidae	27	17	Freshwater
Ramphichthyidae	13	10	Freshwater
Hypopomidae	25	12	Freshwater
Apterontidae	52	31	Freshwater
Batrachoididae	5	2	Marine
Rivulidae	235	73	Freshwater
Poeciliidae	216	13	Freshwater
Anablepidae	15	2	Estuarine
Belonidae	9	6	Marine
Hemiramphidae	2	1	Estuarine
Syngnathidae	5	1	Marine
Synbranchidae	4	2	Freshwater
Sciaenidae	21	15	Marine
Polycentridae	2	2	Freshwater
Cichlidae	406	230	Freshwater
Gobiidae	40	7	Marine
Achiridae	20	6	Estuarine
Tetraodontidae	2	2	Marine

Lepidosirenidae	1	1	Freshwater
Total	4227	2100	

^a Reis R.E.; Kullander S.O. and Ferraris Jr. C.J. (2003). Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America, 472 pp. EDIPUCRS, Porto Alegre.

One of the most important factors of community structure of Amazonian fishes is the diversity of water types and the presence of seasonally inundated forests and grasslands. Black water rivers, such as the Negro River, have low autochthonous primary biological productivity. A study that compared fish abundance between a floodplain lake in the Solimões River drainage and another one in the Negro River showed that the former had a higher density of fish than the later. However, the number of fish species in the two lakes did not differ significantly, which means that diversity and biological productivity are independent characteristics of the Amazonian ichthyofauna.

The physical, chemical, and hydrological characteristics of lotic (running water) systems play a fundamental role in determining the distribution and dynamics of the aquatic habitats and their biological communities. These characteristics tend to vary longitudinally with the size of the streams from the headwaters to the mouth of rivers or estuaries, as well as laterally along the alluvial plains in response to seasonal inundation.

Recent studies on the ecology and distribution of gymnotiform electric fishes in the Amazon River revealed an existence of a “nodal” pattern: species richness was higher where tributaries meet the Amazon River. Yet, unlike other systems and biological groups, electric fish species richness is basically the same along the river. The contribution of the tributaries to the overall species richness is therefore local and does not cause a continuous downstream increase in electric fish species number. If the diversity pattern of the Gymnotiformes proves to apply to other animal groups or taxa, this would be an exception to the species accumulation model of community organization known for lotic communities.

In lake environments, water transparency and depth are strongly related to species richness and diversity, and may be reliable predictors of species composition. These environmental factors affect the fish assemblages both directly and indirectly. In deeper lakes with high water transparency, fish assemblages are dominated by fish predators that forage visually oriented (mainly large characins, peacock cichlids of the genus *Cichla*, and herring-like mid water predators of the pristigasterid genus *Pellona*). In shallow and turbid environments, predators oriented by tactile, chemical, or electric stimuli (mainly catfishes and the large electric eel *Electrophorus electricus*) predominate. These facts indicate that fish community structure is mediated by the predation pressure of different types of piscivorous fishes, especially during the dry season.

The aquatic communities of terra firme forest streams are not influenced by the predictable and progressive seasonal inundations, since these aquatic systems are driven by local rainfall patterns. In such streams the structure of fish assemblages depends strongly on the local physical (structural) and chemical conditions. These features have led the researchers to believe that stream fish assemblages do not change significantly over the seasonal cycle, being temporally stable. However, recent studies in the central Brazilian Amazon revealed that the composition of forest stream fish assemblages vary seasonally, with predictable changes in species abundance. Such temporal variations in the composition of the ichthyofauna indicate a general maintenance of the community structure, based on the abundance of the most common species, and higher rates of change in the occurrence of low abundance species.

During the rainy season, temporary ponds formed near to terra firme streams harbor fish assemblages influenced by factors like area, depth, vegetation cover, and the period that the pond retains water.

Fish assemblages in rapids stretches of large rivers seem to be organized by at least three main factors: food availability (mainly derived from the periphyton), shelter abundance (rocky crevices, nooks and crannies), and an apparent low predation pressure (low diversity and abundance of large fish predators). This indicates that structural complexity of the substrate in rapid areas is an important characteristic for the maintenance of a high species richness and diversity of fishes.

Besides historic and geomorphologic features, ecological factors are determinants of the composition and density of fish communities of every hydrographic system. The fish assemblages in the Amazon Basin are very dynamic, especially in the large rivers and associated floodplains, where migrations and dispersion for feeding or reproductive purposes result in composition and relative abundance changes of fish species over variable periods.

4. Time and space: activity periods, territoriality, and resource partitioning among fishes

Competition is supposed to be one of the main forces driving the evolution of the highly diverse Amazonian ichthyofauna, and it is likely that different forms and levels of resource partitioning are responsible for the maintenance of this diversity along time. One of the ways species segregate ecologically is temporal, i.e. the division of the main activity period through the daily cycle, resulting in well defined groups of diurnal and nocturnal fishes. The diurnal fish fauna is dominated by species of the Characiformes and Cichlidae, which orient themselves in their surroundings mostly visually. Such ability is employed in the formation of shoals and schools, during courtship activities, and for foraging and defensive tactics. At night, the fish fauna is composed mainly of catfishes and electric fishes that move mostly close to the bottom. As already mentioned, the low incidence (or even absence) of light in the majority of these environments lead these fishes to employ forms of orientation other than vision to perceive its surroundings, including use of chemical, tactile, sound, and electric stimuli. This temporal segregation, which has a strong phylogenetic basis in the composition of fish assemblages active during light and dark hours, results in a large number of species dividing the same space and food resources.

The knowledge about the mechanisms that support the high diversity of fish species in the Amazon region depends on analyses of spatially and temporally adequate scales. Many fish species need large areas to complete their life cycles, whereas others may do so in a few square meters of a small forest stream. The large pimelodid catfishes are renowned for the continental distances they travel to spawn. Among these, the dourada *Brachyplatystoma rousseauxii* spawns in the headwaters of the Amazon River and the larvae drift with the currents up to the confluence of the river with the Atlantic Ocean some 4000 km downstream. After staying about a year in the estuary the young douradas start migrating upriver to their spawning grounds in the headwaters of one of the turbid water tributaries of the Amazon River, a process that usually lasts for two additional years. On the other hand, some minute sand-dwelling pencil catfishes (Trichomycteridae) seem to live confined to sand banks in stream bottoms where they complete their life cycles. Dwarf cichlids and some small characin species that live associated with submerged litter banks in black water forest streams also have very small home ranges, restricted to the shallow marginal sites. Small home ranges and the sedentary (non-migratory) habits of small fish species seem to have an important role in the mechanisms that create and maintain the diversity of the Amazon ichthyofauna, as exemplified by the many species of dwarf cichlids of the genus *Apistogramma* and of the callichthyid catfishes of the genus *Corydoras*.

Cichlids are also famous by their territoriality, supposedly associated with the huge diversity of species of that family in certain tropical environments (e.g. East African Rift lakes). Nevertheless, recent data on some large species of peacock basses (*Cichla* spp.) indicate that these fishes may occupy areas of tens of square kilometers. Another group with marked territorial habits is the Loricariidae, armored catfishes with predominantly benthic habits. Loricariids build or occupy tube-like shelters in the clay banks of rivers, where they spawn and stay for relatively long periods. No one knows if these fishes occupy the same shelters in the next spawning seasons. Other loricariid species use different types of shelters in rocky areas of river rapids, where fishes concentrate their foraging activities and spend most of their lives.

Apart from these examples of territoriality, a large proportion of the Amazonian fish species do not display this kind of behavior, or it is not maintained for long periods of time. Most of the Amazon fishes move along and among habitats following seasonal modifications of certain environmental factors, such as water temperature, dissolved oxygen, and food availability. In this roving group are included most of the species of Characiformes, a large portion of the Siluriformes, the Clupeiformes and other minor groups of fishes.

5. Reproduction: different responses to environmental factors

The peak of food abundance and the increase in the availability of shelters that result from the large seasonal floods are supposed to be the main factors that start the reproductive activities of fishes in the Amazon. The variety of reproductive strategies displayed by Amazonian fishes allow the occupation of environments where abiotic conditions and biological interactions may vary widely in space and time due to the strong seasonal flooding pulse. Different reproductive strategies are recognizable among tropical fishes, according to some attributes of their life cycles that include fecundity patterns, parental care, and population stability. There are three main species groups from the reproductive viewpoint: **equilibrium**, **opportunists**, and **seasonal strategists**.

The **equilibrium species** are mainly catfishes (Siluriformes) and perch-like fishes such as cichlids (Perciformes), but also cartilaginous fishes (stingrays, Potamotrygonidae) and the electric eels (Gymnotiformes) as well. The most important characteristics of this group of fishes are parental care of variable duration, reproductive activity weakly seasonal, and non-migratory habits. Cichlids build nests to spawn and establish territories to protect the brood, which is fiercely defended against potential predators. The duration of parental care varies between species, and is exceptionally long among pike cichlids (*Crenicichla* spp.), which may take care of young up to half of adult size. During the spawning period, male cichlids commonly display an intensified (or very different) color pattern, which probably signals to the prospective females their readiness to mate. Similarly, female cichlids change colors during reproduction, frequently displaying a brightly colored belly and boldly contrasting marks in the body and fins, such as the females of the dwarf cichlid *Apistogramma hyppolytae* (Figure 1 top left). Females of this latter species stay almost four weeks taking care of the brood, during which time they feed rarely and spend most of the time protecting the larvae and young. The attentive mothers attack fish that approach the nest, built in shallow sites, where the nestlings stay motionless, camouflaged against the substrate. Biparental care is common among cichlids. The offspring of *Aequidens* sp. are cared for by both parents that divide the tasks: the female ventilates and cleans the eggs in the nest, whereas the male takes charge of protecting the larvae within its mouth. Some species like the flag cichlids (*Mesonauta* spp.) have pelagic (open water) habits and usually lay their eggs on roots and branches of floating aquatic or semi-aquatic plants. Both parents protect the brood, patrolling the area around the nest and escorting the young while foraging amidst the floating meadows.



Figure 1a. *Attentive parents*. Cichlids are renowned for their complex and long-lasting parental care. Reproductive females of the dwarf cichlid *Apistogramma hyppolitae* adopt a boldly contrasting color pattern combined with body postures and fin flicking to send different signals (grouping, following, danger) to their brood.

Taking care of the nest, driving away intruders that approach the nestlings, or protecting the eggs and larvae within the mouth are tasks performed by one or both parents of many fish species, but few fishes supply their nestlings with food generated from its own bodies. This uncommon form of parental care is displayed by some cichlid species (*Symphysodon* spp., the popular discus fishes of the aquarium trade) that secrete a nutritious mucous substance by their skin; this substance is grazed by the larvae.

Some catfish species display other elaborate forms of parental care and protect their eggs by attaching them to their own bodies. Males of some loricariid species (e.g. *Loricariichthys* spp., *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Reganella depressa*) carry egg masses attached to their expanded lips until hatching, whereas some aspredinids keep the eggs individually attached by stalks emerging from their belly surface.

A dweller of river and lake bottoms with large amounts of decaying organic matter, the armored catfish *Hoplosternum littorale* (Callichthyidae) spawns at the onset of the flooding season. During the

reproductive period the males develop a hypertrophied pectoral spine that become curved at the tip and is employed to collect small pieces of plant debris to build a floating nest at shallow lake shores. The female helps to produce the foam that makes up the inner portion of the dome-like nest, by gulping air at the surface and expelling it below the nest. Both parents aerate the eggs and take care of the offspring.

Secondary sexual dimorphism is a common characteristic among Amazonian fishes. Temporary morphological modifications may be truly remarkable, such as those seen in the catfishes of the family Auchenipteridae, in which the males develop ossifications at the base of their maxillary barbels, and hooks and spines at the tip of a copulatory organ formed by modifications of the first anal fin rays. Some electric eels (Apteronotidae, Gymnotiformes) show such strong sexual differences that these led to taxonomic misidentifications, the male and female being described as different species. Beyond the morphological differences occasionally observable among males and females, gymnotiforms have the ability to distinguish the gender of individuals of its own species by means of the characteristics of their Electric Organ Discharge (EOD). Stronger EODs are produced by males, whereas females may display higher discharge frequencies, but this varies between the numerous species and genera of electric eels.

Stingrays in the Amazon are represented by a single family, Potamotrygonidae. These rays are ovoviviparous and have the reproductive characteristics typical of most cartilaginous fishes: low fecundity (as low as two young per litter), delayed sexual maturation, and slow growth rate. Some Amazonian stingrays show evidences of a very short parental care, which merits investigation in more detail.

The **opportunistic species** are small fishes (Cyprinodontiformes and Characiformes) that grow fast, mature early, reproduce more than once during the year and may quickly recover from population losses. Parental care is uncommon among these species, but this behavior may occur in some groups. The female splashing tetra (*Copella* spp., Lebiasinidae) jumps out of the water to lay eggs on the underside of plant leaves on stream banks. Thus, the eggs are protected from aquatic predators but are threatened by desiccation. To avoid this, the male splashes water on the eggs by means of tail beatings at the surface until the eggs hatch and the larvae fall in the water.

Seasonal reproductive activity concentrated in a single annual event is the typical strategy for many fish species in several aquatic habitats in the Amazon, and seems to be related to the effectiveness of the dispersion of eggs and larvae. Even in forest streams that are not under direct influence of the seasonal flooding pulse, there is a marked seasonality in the reproductive activities of fishes, with spawning taking place during the rainy season (which generally coincides with the overflowing of large rivers). The short duration of the floods (some hours to a few days) in the small forest streams supposedly generates a predictable increase in the availability of microhabitats and a richer supply of food for the fast-growing fish larvae. Exceptions to this general trend are the cichlids that spawn throughout the year.

The **seasonal strategists** include most of the large sized characins (Characiformes) and catfishes (Siluriformes), which show a high fecundity, absence of parental care of any kind, and that migrate for long distances to spawn in special habitats, usually the headwaters of the river systems. In general, long distance migratory species release thousands to millions of eggs (oocytes) and spermatozoids in the current where fertilization takes place. The fertilized eggs drift with the currents of the rising river waters to the floodplains, where the larvae quickly grow in the food-rich, protected environment. The

very large pimelodid catfishes of the genus *Brachyplatystoma* are the prime example of this kind of strategy, migrating upstream for more than 4000 km to spawn in the headwaters of the mighty Amazon River in Peru and Colombia. For some of these species, the nursery grounds are in the Amazon River estuary, a very productive environment for the larvae. These catfish migrations are the longest seasonal fish movement in freshwater systems anywhere in the world.

Species that release gametes (oocytes and spermatozooids) in pelagic environments may show complex reproductive behavior. Long-distance migratory fishes that congregate in large schools, such as the characins *Semaprochilodus taeniurus* and *S. insignis* (Prochilodontidae), display distinct behaviors throughout their life cycles. These species are morphologically very similar and are commonly found in mixed schools during the year. During the reproductive season these fishes segregate in homospecific (one species) schools, and the peak of spawning activities take place with a temporal difference of about one month between the two species. The young-of-the-year of both species keep segregated for some time, possibly due to size difference of the individuals in the schools of each species. Nevertheless, this initial difference is quickly lessened by the fast growth rate of both species, allowing the formation of mixed schools of similar-sized fishes again. This behavioral pattern based on the asynchrony of the spawning period seems to be an example of a pre-zygotic isolation mechanism of the seasonal type, and results in a low frequency of natural hybrids during the short reproductive season.

The Osteoglossiformes are an ancient fish lineage that includes the arapaima or pirarucu (*Arapaima gigas*) and the arowana (*Osteoglossum* spp.). These fishes are large (up to 2.5 m long for *A. gigas*) and have an extended parental care displayed mainly by males. A pair of arapaimas digs a circular nest (~30 cm diameter) using the mouth and fins in shallow (~1m deep) marginal sites of lakes and backwaters, where the eggs are laid, these being guarded mostly by the male. The larvae and young congregate around the head of the parents near the surface of the water, where they can feed and breathe air. The male arowana protects its brood by guarding the eggs and larvae within its mouth most of the time initially; later the young are herded within the parent's mouth only during risky situations, such as those posed by potential predators. The parental care of the arowana lasts for about three months.

6. Feeding tactics, trophic specializations, and ecological interactions

The Amazonian fish fauna exploit a wide variety of food resources, from sessile invertebrates such as sponges and bryozoans, to insect larvae, other fish species, fruit and seeds. This wide array of food types is accompanied by an equivalent variety of morphological traits and feeding tactics. The food supply is generally subject to strong seasonal variations and is habitat-dependent, resulting in few species really specialized in some food types, and a vast majority of opportunists. Although some species may display a degree of preference for certain food types, most of them use the different food types according to their availability throughout the hydrologic cycle.

During the high water season, the flooded forests of white- and black-water rivers (called *várzea* and *igapó* forests, respectively) are stages for remarkable ecological interactions between several fish and plant species. The flooded forests are invaded by many fish species that feed heavily on fruits and seeds, building large fat reserves later used to survive during the low water season, when the waters recede and rivers return to their channels. Examples of fruit and seed eaters include the tambaqui *Colossoma macropomum*, several species of pacus and piranhas (Characidae, Serrasalminae), freshwater sardines (*Triportheus* spp., Characidae) and catfishes (mainly pimelodids, auchenipterids and doradids). However, many toothed fishes (especially characins) break the seeds during foraging, which characterize such species as seed predators. On the other hand, some large thorny catfishes of the family Doradidae (*Lithodoras dorsalis* and *Pterodoras granulosus*) ingest the seeds without destroying

them, which then pass through the digestive tracts of these fishes and remain viable and germinate under adequate conditions. The seed dispersal by fish (known technically as ichthyochory) is supposed to play an important role in the maintenance of the diversity of trees in the seasonally inundated forests along the main rivers of the Amazon.

Many fish species take food from allochthonous sources (i.e. food originated from sources outside the aquatic habitat), such as insects, other invertebrates, and plant parts that fall from the nearby trees. However, some of these fishes developed adaptations that apparently increase their success of hunting terrestrial invertebrates above water. In the flooded forests of large rivers and lakes the two arowana species (*Osteoglossum bicirrhosum* and *O. ferreirai*) are the largest fishes in the world that take most of their food directly from the forest outside their aquatic habit. The capture of terrestrial animals (mainly insects and spiders, but occasionally including birds, bats, frogs, snakes and lizards) is achieved through spectacular jumps out of the water (up to 2 m high), picking prey off branches, trunks, and vines (Figure 1 top right). The ability to capture prey out of the water is partially explained by the structure of their eyes, in which the retina is divided horizontally, into superior and inferior parts, allowing a good view both below and above the water surface. Due to its acrobatic feeding behavior the arowana is also called “water monkey” by the riverine people. Dwellers of forest streams, the butterfly fishes *Carnegiella strigatta* (Figure 1 bottom right) and *C. marthae* (Gasteropelecidae) and the arowana tetra *Gnathocharax steindachneri* (Characidae) (Figure 1 bottom left) have upturned mouths and powerful pectoral fins placed high on their sides. Such morphological features allow the fish to quickly reach and catch preys as soon as they reach the water surface, and even to jump out of the water in search of prey or while evading predators.

EOLSS - NATURAL HISTORY OF AMAZON FISHES



Figure 1b. *Sky is the limit.* The arowana *Osteoglossum bicirrhosum* is one of the most versatile predatory fishes of the Amazon. The acrobatic jumping ability of this fish allow it to reach and grab insects, spiders and other small animals perched on the riparian vegetation. Arowanas are also known to prey on fishes, birds, frogs, lizards, snakes, and bats.



Figure 1c. *Wolf in a sheep's clothes?* The characin *Gnathocharax steindachneri* joins schools of the similar looking – but small mouthed - butterfly fishes (*Carnegiella* spp.) and seems to capitalize on its morphological resemblance to make an unsuspected approach and catch water strider bugs at the water surface.



Figure 1d. *Fins or wings?* The powerful pectoral fins of the freshwater butterfly fish *Carnegiella strigata* (Gasteropelecidae) are used to quickly reach and grab insects fallen on the water surface. When pursued by roaming predators these small fishes may jump out of the water repeatedly, momentarily disappearing from the predator's view.

Possibly the most important source of allochthonous food for forest fishes are insects, which are the main invertebrate prey of many species. In a broad sense, it is possible to say that almost any fish feeds on insects in at least one stage of its life. One such insectivorous fish is the chameleon characin *Ammocryptocharax elegans* (Crenuchidae), a forest stream-dweller. This fish stays motionless for long periods perched on submerged leaf blades (Figure 2 top left) or twigs, scanning its surroundings for prey with slight bending of its head and moving its eyes. After spotting a potential prey, the chameleon characin moves towards it by means of a kind of hopping over the substrate to catch the prey. Alternatively, the fish hovers shortly in the water column powered by almost imperceptible undulating movements of its dorsal fin, to grab a prey in another portion of the substrate. This behavior seems to be unique among the Neotropical characins and exemplifies how different feeding tactics may allow the coexistence of several fish species that use the same general type of food.

EOLSS - NATURAL HISTORY OF AMAZON FISHES



Figure 2a. *Green day*. The chameleon characin *Ammocryptocharax elegans* uses its narrow and tip-curved pectoral fins to cling to the leaves' margins and fine roots, from where it visually scans its surroundings in search of minute aquatic insects. In a predominantly green surrounding the chameleon darter usually shows a green attire, whereas on a darker root tangle or a dead leaf, it has a drab, greyish or brownish pattern.

In the forest streams of the central Amazon, several fish species display different patterns of microhabitat use and feeding tactics linked to structural characteristics of the habitats, foraging substrates, activity periods, and morphological traits related to the acquisition of food. Along river margins and in small forest streams, the minute eleotrid *Microphilypnus amazonicus* keeps partially buried in the soft substrate with only its large and dorsally positioned eyes exposed above the sediment. Positioned this way, this fish visually finds small aquatic invertebrates on the substrate, making short and quick rushes towards the prey. Moreover, these small fishes position themselves against the current and capture tiny insects drifting downstream. But this is not the only fish that buries in the substrate to catch its prey. Some forest streams with bottom covered with white silica sand patches harbor a specialized fish assemblage that live exclusively in this kind of habitat. These assemblages of

psammophilous (sand-dwelling) fishes are composed of one or more species of diurnal foragers (such as the crenuchid *Characidium* cf. *pteroides* and the trichomycterid catfish *Stauroglanis gouldingi*), and some nocturnal foragers, such as the electric knife fish *Gymnorhamphichthys rondoni* (Rhamphichthyidae) and the catfishes *Imparfinis pristos* and *Mastiglanis asopos* (Heptapteridae). Their tactics to capture aquatic invertebrates and drifting food particles vary from diurnal sit-and-wait by *C.* cf. *pteroides*, to active searching of interstitial prey buried in the sand bed by the nocturnal *G. rondoni*. A remarkable feeding tactic is displayed by the catfish *M. asopos*, which extends its long barbels and the filamentous first ray of the dorsal and pectoral fins against the water flow and uses these as a kind of net to detect drifting food (Figure 2 bottom left) grabbed with forward or sideward dashes.

EOLSS - NATURAL HISTORY OF AMAZON FISHES



Figure 2b. *Sharing a meal.* Feeding in the rapids of clear water rivers of the Brazilian and Guiana Shields is based on the periphyton that grows attached to the submerged rocks and boulders. Two anostomids (*Leporinus maculatus* and an undescribed species of *Leporinus*) feed on the periphyton on a rock previously cleaned of detritus by the grazing activity of suckermouth catfishes (Loricariidae) in a stretch of rapids of the Xingu River in Brazil.

The origin of the food resources available for fishes along streams and rivers may change substantially. Shaded headwater forest streams depend mainly on allochthonous resources and generally harbor fish species that tend to be omnivorous generalists. However, some autochthonous primary production (i.e. generated in the aquatic system) does exist and is used by several fish species. In stream stretches exposed to direct sunlight, armored suckermouth catfishes of the genera *Rineloricaria*, *Ancistrus*, *Acestridium*, *Farlowella*, and *Parotocinclus* (Loricariidae) are the main consumers of the periphyton, grazing on the surface of submerged tree trunks, macrophytes, and rocky substrates. Grazers of periphytic algae also include some slender-bodied characin species such as *Iguanodectes variatus* and *I. geisleri*. Nevertheless, the diversity and abundance of periphytivores is usually low in small streams.

The primary productivity in floodplain rivers and lakes sustains schools of plankton-eating fish, like pelagic catfishes (*Hypophthalmus* spp., Pimelodidae) and mid water hemiodontids (*Anodus* spp. and

Hemiodus spp). An assemblage of specialized detritivores occurs further downstream and closer to river mouths, where the water flow slows down and detritus and mud accumulate. Recent studies revealed an unexpected importance of some low-trophic level fish species in the maintenance of the functioning and health of the whole aquatic system. Experiments demonstrated that the detritivore *Prochilodus mariae* (Prochilodontidae) plays a fundamental role in the transportation of particles of organic carbon (POC)—a source of energy for downstream communities. By means of its foraging activities, these fishes enhance the downstream transport and processing of organic material and ensure the proper functioning of the aquatic system and its biological community. Moreover, the absence of redundancy for this ecological function in some tropical rivers indicate that man-made alterations in fish communities, even when a single species is affected, may result in strong negative impacts for the whole aquatic environment.

Macrophytes are an important biomass in várzea lakes and along the margins of white-water rivers. Floating banks of herbaceous plants may occupy about 30% of the surface of a lake, but surprisingly few fish species feed directly from their leaves, stems, and roots. The few exceptions include the rock-bacu, *Lithodoras dorsalis*, a giant thorny doradid catfish that eats grass leaves (but also feeds on large amounts of fruits in the flooded forest), and the anostomids *Schizodon* spp. and *Rhytiodus* spp., which browse on leaves and slender macrophyte roots. Several fish species such as the ubiquitous flag cichlids of the genus *Mesonauta* use the floating macrophyte banks indirectly, as substrate for the periphyton that is grazed on. In stream habitats, mainly in slow moving backwaters, the pencilfishes (*Nannostomus* spp., Lebiasinidae) graze on algae and small associated invertebrates on submerged trees and dead trunks along the margins. These submerged trunks are also used by some armored suckermouth catfishes in a very different way: they feed directly on the wood. *Panaque nigrolineatus* and *Hypostomus cochliodon* are among the few fish species known to eat wood fragments, which are scraped with their strong spoon-shaped teeth. These catfishes apparently are able to digest cellulose with the help of symbiotic invertebrates in their guts.

Another way by which some fish consume plants directly is exemplified by rapids-dwelling fishes that dwell in the tributaries of the Amazon River. The rapids are colonized by plants of the Podostemaceae that grow firmly attached to the rocks in the most turbulent places. These plants are important food resources for some fish species like the pacus *Mylesinus* spp., *Tometes* spp., and *Ossubtus xinguense*, whose diets are composed almost entirely of these plants when adults.

Foraging in rapids implies the need to hold position in areas of high water flow speed and turbulence, which is achieved by morphologic and behavioral adaptations. Headstanders (Anostomidae) actively search for algae and sessile invertebrates by means of varied grazing tactics (Figure 2 top right). Some cichlids are also specialized for life in the rapids, such as *Teleocichla* spp. and *Retroculus* spp., and search for food particles and invertebrates using a modified sit-and-wait tactic in the turbulent waters. Loricariids feed mostly on periphytic algae and invertebrates, grazing on the rock surfaces during the night. These latter armored catfishes seem to constitute the bulk of the fish biomass in such places.



Figure 2c. *Drift net*. The sand-dwelling catfish *Mastiglanis asopos* (Heptapteridae) employs a striking and unexpected variation of the widespread sit-and-wait foraging tactic: poised on the bottom and supported by a tripod formed by its pelvic and anal fins, this fish spreads its very long barbels and the filamentous dorsal- and pectoral-fin rays, thus forming a kind of “drift-trap” used to intercept and lunge at drifting food particles.

As already mentioned, fish assemblage structure may be mediated by predation in Amazonian waters, by means of a wide array of feeding tactics. Predators may search for their prey with use of diverse strategies, from staying motionless until a prey approaches within striking distance, to chasing the prey. The energy expended in prey searching can be minimized by predators that lie in wait for their victims, camouflaged on the substrate or hiding amidst some structures that confer visual cover (plants, tree trunks). A remarkable predator that uses camouflage to catch its prey is the leaf fish *Monocirrhus polyacanthus* (Polycentridae). Living in slow flowing backwaters in streams and in the flooded forests, this fish looks like a dead leaf slowly drifting in the water column. In this way, the leaf fish approaches its unsuspecting prey (small fishes, shrimps, and aquatic insects) that are sucked with its extraordinarily large and protractile mouth, which extends up to 30% of its own body size. Trahiras (Erythrinidae) adopt a feeding tactic based on ambush, taking fish prey in a short and quick attack.

In large rivers, the biomass of lower trophic level fish species allows the maintenance of a wide variety of piscivores that use varied tactics to catch their prey. Hydrodynamic body shapes, like those exhibited by several species of piscivorous characins of the genera *Acestrorhynchus*, *Boulengerella*, *Cynodon*, and *Rhaphiodon vulpinus*, are a common morphological characteristic of predators that hunt in the upper portion of the water column and chase smaller prey fishes (see 7). Needlefishes (*Pseudotyllosurus* spp., Belonidae) also hunt for small prey fish close to the water surface in shallow margins of turbid water rivers, possibly combining a stealthy approach and short-distance darting at the prey.

In river channels, opportunistic foragers feed on small animals, plant fragments, organic detritus, and carcasses carried by the water flow. Ephemeral resources such as dead or dying animals are eagerly

eaten away by piranhas (*Serrasalmus* spp.), whale catfishes (*Cetopsis coecutiens* and *C. candiru*, Cetopsidae), pencil catfishes (*Pareiodon microps*, Trichomycteridae), and some long-whiskered catfishes (mainly *Calophysus macropterus* and *Pinirampus pirinampu*, Pimelodidae). The short duration and unpredictability of these food-sources lead the fishes to eat as much as they can, and usually result in a kind of feeding frenzy around the carcass.

Some fish species specialize in feeding on living parts of other fish. Some candiru catfishes (e.g. *Vandellia* spp., Trichomycteridae) are exclusively blood-feeders when adults. They perforate branchial blood vessels of their hosts with sharp, needle-like teeth and let the victim's blood pressure gorge their straight gut. Other trichomycterids (e.g. *Pseudostegophilus nemurus*, *Henonemus punctatus*, and *Stegophilus* spp.) are specialized predators that feed on mucus and scales of other fish, scraped from their hosts by firmly attaching the mouth on the prey's body and making pendulum-like movements. Lepidophagous (scale-eating) fishes are usually found in shallow habitats and include several characin species of the genera *Roeboides*, *Roeboxodon*, *Bryconexodon*, *Exodon*, and *Catoprion*, which often have stout, external and forwards directed teeth (Figure 2 bottom right). Fin-feeding is practiced by some species of piranhas of the genus *Serrasalmus* (mostly when young). Such predatory tactics do not lead to the death of the prey, and fish species that employ them would be better qualified as mutilators. Since scales and fins of the prey fish usually regenerate after a relatively short time, it is supposed that these are renewable food sources for fin and scale-eating fishes.

EOLSS - NATURAL HISTORY OF AMAZON FISHES



Figure 2d. Stalking ghost. The highly compressed and translucent body of the characin *Roeboides thurni* allows it to approach its unaware victims and strike on their flanks either with a widely open mouth or its mouth closed. The several outwardly directed teeth are employed to scrap off scales from the victim, which constitute the main food of this specialized predator.

Although feeding relations usually relate to predator-prey interactions, some other food-mediated, complex behavioral interactions are recorded among Amazon fishes. One such interaction is exemplified by cleaning behavior, a form of mutualistic relation where one fish (the cleaner) gets food, and the other (the client) gets rid of parasites and/or dead tissues. Juvenile individuals of the boldly patterned doradid catfish *Platydoras costatus* were recorded feeding on mucus and/or ectoparasites of a predatory fish, the trahira *Hoplias* cf. *malabaricus* in a small Amazonian stream. Such cleaning behavior seems to be rare in freshwater environments, but this may simply be a consequence of few observational studies in that kind of environment when compared to coral reefs, from where many instances of cleaning symbiosis are known. Visual contact is crucial for these complex interactions, and additional instances of cleaning behavior may be expected in clear water environments in the Amazon.

7. Predator-prey interactions: taking the chances

The often invoked image of a predator fiercely rushing towards a defenseless prey is partly unreal. Predators cannot afford to be hurt during their hunting attempts and thus they choose the most advantageous situations to secure their prey. For instance, predators quickly perceive an odd-looking or oddly-behaving individual and single it as a potential prey. These prey usually are sick, weakened, or impaired in some way (temporarily or permanently), and thus would not offer the resistance and risks posed by fully healthy individuals. However, foraging is a risky activity both for predators and prey. For instance, potential prey fish have to leave their shelters to feed, and thus are exposed to predators, which, in turn, are exposed to larger predators as soon as they initiate their predatory attempts. Thus, chances are taken both by predators and prey in such encounters.

Size alone is a risk factor for most potential prey fish: the smaller, the more vulnerable to predation. Thus, risks are lessened by the growth of the individual, which progressively increases its chances of evading predators by its increased size. However, there are exceptions to this size relationship between a predator and its potential prey. In Amazonian waters, the ogre catfish (*Asterophysus batrachus*) is able to swallow fish prey as large as about 70% its own size. This remarkable catfish has a huge gape, and a highly modified and mobile scapular apparatus. Additionally, it approaches its potential prey very unobtrusively. The small difference between the size of this predator and its prey likely prevent the latter to perceive the catfish as a threat. After frontally aiming at the head of its potential prey, the catfish opens its cavernous mouth and scoops the prey (Figure 3 top left). The catfish's small, needle like rows of teeth prevent the prey from drawing back and thus the fleeing response makes it to advance towards the predator's highly distensible stomach.



Figure 3a. *A cavernous mouth.* The ocre catfish *Asterophysus batrachus* (Auchenipteridae) has a huge mouth gape and takes its prey in a remarkable way: it scoops up large unaware fishes headfirst into its mouth, subsequently taking advantage of the prey's fleeing response to further its advance into its stomach.

Predators employ varied tactics to secure their prey, including stalk, ambush, attack under disguise, chase, and insinuation. These tactics relate both to the morphological and behavioral features of the predator and its potential prey, as well as to the structure and other features of the habitat the predators forage. For instance, in habitats where there is plenty of cover (vegetation, logs, rocks), predators use these to their advantage and hunt by ambush and stalk. For instance, pike cichlids (*Crenicichla* spp.) stalk with use of cover, whereas trahiras (*Erythrinus erythrinus* and *Hoplias* spp.) ambush their prey from within vegetation. In habitats with little or no cover, predators approach their prey stealthily or under disguise. Scale-eating characins (*Roeboides* spp.) often are translucent and approach their prey frontally to offer the smallest view possible to the prey. Some fin-eating piranhas of the genus *Serrasalmus* approach their victims under feint and linger close to it behaving as if not interested on the prey. When the prey becomes used to the piranha's presence and resumes its activity, the predator dash forwards and clips a fin piece of the unaware victim. Chase is a tactic often employed by predators that dwell in open habitats, where they must overcome their preys' fleeing ability. Such fishes are streamlined and able to develop considerable speed while chasing their prey, as exemplified by the 'wolf' characins, *Rhaphiodon vulpinus* and *Hydrolycus* spp. (see 6).

The above mentioned piscivorous fishes rely mostly, if not entirely, on vision to hunt their prey, and thus their potential prey evolved features that make them inconspicuous, almost invisible. There are also many fish species that employ senses other than vision to locate their prey. For instance, freshwater stingrays are able to detect the electrical impulses generated by the muscle activity of a resting fish prey. The so called 'electric eels' (Gymnotiformes) generate weak electric discharges to locate their prey. The large electric eel *Electrophorus electricus* delivers strong electric discharges to stun its preys. Some specialized predators employ chemical, tactile, and even electric cues to locate

their prey. The blood-feeding candirus (*Vandellia* spp.) apparently rely on an array of chemical, visual, and tactile cues to find their hosts. A few of these latter, in their turn, display some effective defensive tactics against these vampire fishes. The tambaqui (*Colossoma macropomum*) presses its membranous gill cover flap to prevent the slimy candiru to enter its gill chamber, employs its pectoral fin to press the candiru against its body or to flap it off, and even close both gill covers and stop ventilation entirely during an attack (Figure 3 top right).

EOLSS - NATURAL HISTORY OF AMAZON FISHES

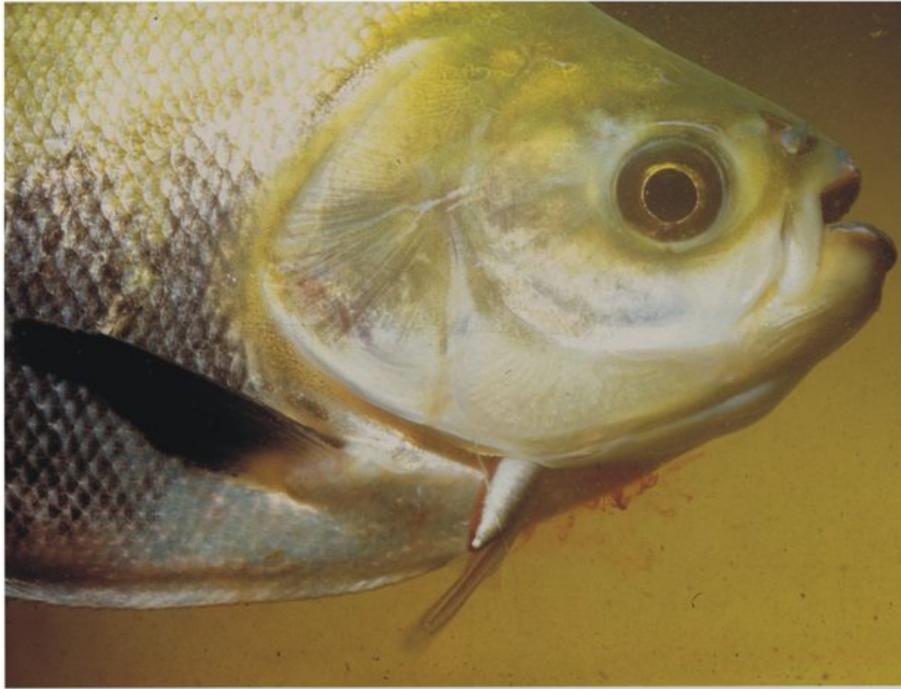


Figure 3b. *Vampires in the twilight.* The blood-feeding trichomycterid catfish *Vandellia cirrhosa* inhabits the murky waters of Amazonian rivers, where it lurks for its victims. Here a vampire catfish gorges itself with blood into the gill chamber of a juvenile tambaqui or giant pacu, *Colossoma macropomum* (Characidae: Serrasalminae).

Not all fish predators in Amazonian waters are other fishes; there is an array of other aquatic, as well as aerial and terrestrial vertebrate predators as well. The Amazon River dolphin (*Inia geoffrensis*) and the tucuxi (*Sotalia fluviatilis*) are versatile hunters that may herd fish and chase their prey in murky waters with use of echo-location. The giant otter (*Pteronura brasiliensis*) and the southern river otter (*Lutra longicaudis*) are skilled hunters that rely on vision and tactile sense—mostly their whiskers—to locate the prey. Other fish-eating mammals include the water opossum and the crab-eating raccoon. A remarkable fisher is the bulldog bat *Noctilio leporinus*. With use of echo-location it pinpoints fishes by the minute ripples they produce on the water surface, and grabs them with its scimitar-shaped, gaff-like claws.

Among reptiles, the most prominent fish-eaters are caimans (*Melanosuchus niger*, *Caiman crocodilus*, and *Paleosuchus trigonatus*). The two former are found mostly in rivers and lakes, whereas the latter dwells in small streams in the forest. The odd-looking matamata turtle (*Chelus fimbriatus*) is entirely aquatic, has a flattened carapace and skin flaps on the head and neck. Its camouflaging colours and its habit of staying partly buried within the leaf litter on the bottom of streams make it difficult to spot.

The matamata is an ambush predator that waits for its prey and then engulfs it with a specialized gape-suck mechanism.

However, fishes must also be aware of bird predators, which display a great variety of hunting tactics. Kingfishers usually perch above the water and wait for a fish to surface, whereas terns hover and lunge at fishes that near the water surface. The anhinga (*Anhinga anhinga*) and the Neotropical cormorant (*Phalacrocorax brasilianus*) dive to catch their prey but swallow them on the surface. Some heron species wade through the shallows and lunge at any potential prey, whereas others stir up the bottom to attract small fishes, and still others remain motionless waiting for the prey to approach. The sighting of a heron may inhibit completely the foraging behavior of small fish species such as the tetra *Hyphessobrycon eques*. In an experimental study, the tetra risked foraging in the open only when the food was highly nutritional. Thus, most Amazonian fishes must cope with both aquatic and aerial predators—a difficult task. However, the foureyes (*Anableps anableps*) has the pupil divided in two parts (Figure 3 bottom left) and thus its retina receives both underwater and aerial views of its surroundings, making it difficult to take by surprise.

EOLSS - NATURAL HISTORY OF AMAZON FISHES

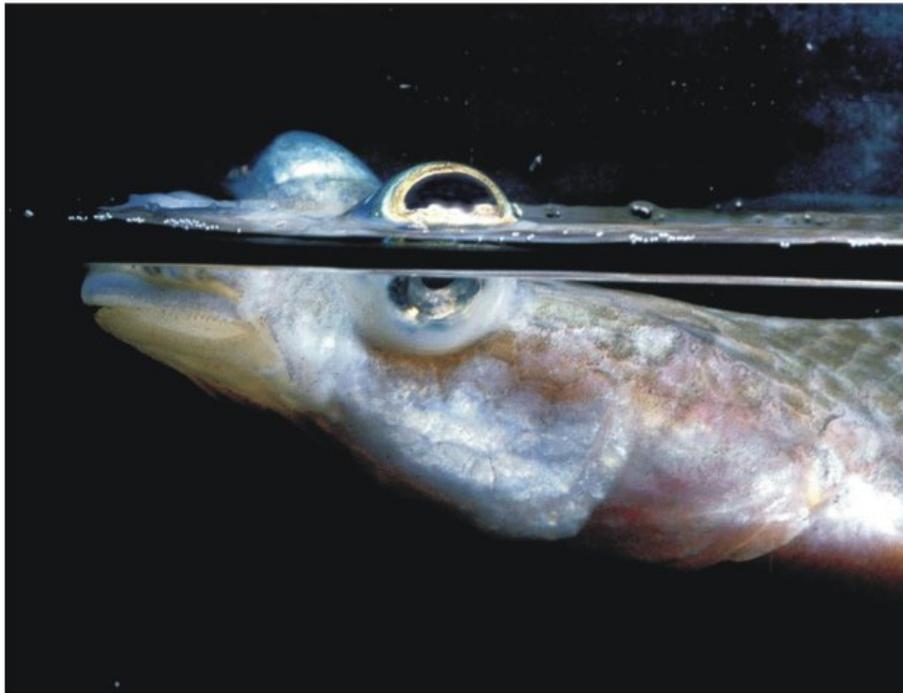


Figure 3c. *An eye on the cat and another on the fish.* The foureyes *Anableps anableps* (Anablepidae) swims at the water surface near river margins, scanning its surroundings in search of prey (mainly drifting invertebrates). Its divided eyes allow this remarkable fish to see both above and below water simultaneously, which enables it to feed while keeping an eye on aquatic and aerial predators.

8. Defense by disguise: dealing with risks posed by visually guided predators

When it comes to predators, people are used to think mostly about the visually guided ones, since humans scan their surroundings mostly with their eyes. The most widespread mode to avoid or minimize detection by visually hunting predators is camouflage or crypsis, probably due to its low energetic cost plus its efficacy against such predators. However, since movement invalidates the camouflaging effect, fishes that rely on crypsis must cope with the compromise between staying still

(and protected) and feed, mate, and perform other vital activities (and be exposed to predation). Blending with the background may be accomplished by color and resemblance to the immediate surroundings, or by a disruptive pattern that obliterate the form of the animal. Several diurnal armored sucker-mouthed catfishes move inconspicuously while feeding. The long and flattened loriciines are brownish, grayish, or yellowish, with darker bars, blotches, or stripes (in addition, they adjust their color intensity to match the surroundings). The bars obliterate their contours in an example of disruptive color pattern (Figure 3 bottom right). Since several, if not most, visually guided predators rely on search images that incorporate the body contour and colors of an already known prey, disruptive patterns usually function unless the predator forms an image of camouflaged prey it found by persistent search or by chance.

EOLSS - NATURAL HISTORY OF AMAZON FISHES



Figure 3d. *Plain as sand*. Many fishes stay exposed on the river bottom while resting, which may put them in risk of being eaten by predators. A simple but effective way of avoiding being preyed is to keep unnoticed to visually hunting predators by means of camouflage, as shown by the suckermouth catfish *Rineloricaria* sp. (Loricariidae).

Several Amazonian fish species rely on crypsis either while active or at rest. This is particularly evident for fishes dwelling in streams and shallow lakes with clear water. Blending with the substrate is exemplified by the eleotrid *Microphilypnus amazonicus* (Figure 4 top left), which dwells on the leaf litter accumulated on sandy bottoms. Resemblance to a dead leaf is another tactic Amazonian fishes rely upon. Leaves are continuously falling into the water and thus always provide an adequate background. Resemblance to dead leaves is found among unrelated, mostly nocturnal species such as catfishes and knife fishes, which rest during the day among the leaves that accumulate on the bottom or are trapped by submerged root tangles, branches, and logs. Catfishes of the genus *Tetranematichthys* exemplify such “dead-leaf” fishes (Figure 4 top right). When its diurnal shelter is disturbed, the catfish *Helogenes marmoratus* moves upwards and exposes its fore body above the water surface. Resemblance to dead leaves and escape out of the water are probably effective against diurnal, visually guided predatory fishes.

EOLSS - NATURAL HISTORY OF AMAZON FISHES



Figure 4a. *Small and unobtrusive.* The minute eleotrid fish *Microphylipnus amazonicus* dwells in shallow marginal areas of streams and rivers, where its camouflaging color pattern matches its surroundings and seems to constitute an effective defense against visually oriented predators.

EOLSS - NATURAL HISTORY OF AMAZON FISHES



Figure 4b. *Death feigning?* The leaf catfish *Tetranematichthys wallacei* (Auchenipteridae) may stay motionless among dead leaves at the bottom of streams and rivers during the day, possibly to avoid being spotted by a predator. When disturbed at night the catfish may dive quickly into the litter accumulated on banks.

A particular instance of camouflaging against an uncommon background is provided by the chameleon South American darter (*Ammocryptocharax elegans*). This small fish dwells among the submerged leaves of the aquatic macrophyte *Thurnia sphaerocephala*, which it grabs with its modified pectoral fins. This aquatic chameleon is bright green, a feature that renders it almost invisible among the sun-bathed and continuously moving leaf blades. The fish moves surreptitiously on and among the leaves, foraging for small arthropods. Moreover, it is able to quickly change its color while moving from green leaves to dead, brownish branches or leaves.

Translucency or transparency is another defensive mode employed by a few Amazonian fishes, besides being a common feature of the larvae of most species. This defense type is found in small fish species that dwell in the water column, where no cover is available. One example is the characin *Priocharax ariel* (Figure 4 bottom left), which forages for tiny organisms in the shallows where sun rays penetrate the forest canopy and create a dance of light and shadow in the water. Several species of small, transparent shrimps are found in the same habitat, and probably add to this defense type when they rise from the bottom and swim together with the fish.

EOLSS - NATURAL HISTORY OF AMAZON FISHES



Figure 4c. *Boldly in the open*. The small and translucent characin *Priocharax ariel* hovers at mid water near the shore of Amazonian lakes and streams, where it joins groups of similarly sized, almost transparent shrimps. The morphological and behavioral similarity with the harder-to-catch shrimps may render some protection to this small (and supposedly defenseless) fish.

Possibly the most complex defense mode related to visually guided predators is mimicry. A mimicry type rarely cited but nevertheless common among Amazonian fishes is called social or numerical mimicry. It may be conveniently illustrated by the association of two or more species of small characins that are similar in color and form, and which have no evident defenses such as venom or spines. By increasing their numbers, individuals in a group of similarly-looking fishes lessen their chances to be preyed upon based on the lesser probability to be singled out by a potential predator.

Examples of the classical Batesian mimicry among Amazonian fishes are difficult to prove and remain a controversial issue. In this mimicry type a harmless species is similar in form and behavior to a harmful one (venomous, armed with spines). The underlying argument for the effectiveness of such similarity is that predators would avoid a harmless species (the mimic) either by innate avoidance mechanisms or previous unpleasant experiences with a harmful species (the model). One putative example is the association of small tetras (*Serrapinus* and *Odontostilbe*) with the armored catfishes of the genus *Corydoras*. The latter have bony plates over the body and are armed with spines on dorsal and pectoral fins. The similarity between the tetras and the catfishes is strengthened by the pelagic habits of the latter, an unusual behavior among armored catfishes, which are habitually bottom-dwelling. An additional example, but also a controversial one, is the association of juvenile pacus (*Colossoma* spp.) with red-bellied piranhas (*Pygocentrus nattereri*), in which the former would be the harmless mimics of the latter harmful models. Another classical type, the Müllerian mimicry, is still more controversial than the precedent one among Amazonian fishes. However, it seems that the association between the small *Brachyrhamdia* catfishes and the armored *Corydoras* catfishes may be one such example, as both are armed with spines on dorsal and pectoral fins. A natural history approach, such as that used in studies on aggressive and protective mimicry in marine fishes in Brazil may be advantageously applied to Amazonian fishes as well.

Albeit not actually a disguise, but nevertheless related to avoiding visually guided predators is to remain out of sight. Several unrelated fish species, either diurnal or nocturnal, shelter within hollows in the bank or in submersed logs. Catfishes rely on this type of shelter, and some species anchor themselves with the use of erected dorsal and pectoral spines. Another shelter type is composed of soft bottoms such as mud and sand. Sandy bottoms are often found in Amazonian streams and harbor specialized sand-dwelling fish assemblages composed mostly of catfishes. One such assemblage contains the ghost pencil catfish (*Stauroglanis gouldingi*), two small and closely related catfishes (*Mastiglanis asopos* and *Imparfinis pristos*) and a knife fish (*Gymnorhamphichthys rondoni*) (Figure 4 bottom right), all of which hide in the sand when disturbed. The former is a diurnal species, whereas the remainders are mostly if not exclusively nocturnal. The pencil catfish literally dives into the sand; the two catfishes sway the body—a behavior that quickly cover them with sand—and the knife fish dives in the sand head-first.



Figure 4d. *Sand diver*. The sand knife fish *Gymnorhamphichthys rondoni* (Rhamphichthyidae) keeps buried in sand patches at the bottom of streams and rivers during the day. It emerges at dawn and spends most of the night foraging for minute aquatic invertebrates, which are caught from within the substrate with its tubular snout.

9. Conclusions and perspectives

One of the most urgent issues concerning the Amazon region is the need for strategies of biological conservation capable to assure the maintenance of the high species diversity and the ecological processes that sustain it. In this sense, the huge dimensions of the region, the different landscapes and vegetation types, the variety of aquatic habitats and the occurrence of many cases of endemism clearly indicate the need to create and to maintain a great network of protected areas.

Besides the obvious strategy of establishing a system of protected areas, it is imperative to carefully evaluate the cost-benefit relationships of man-made enterprises that potentially generate large, severe, and wide-ranging environmental impacts. Hydroelectric power plants, gold mining, deforestation for large scale agricultural purposes, and logging, forest fragmentation in rural and urban areas and water pollution, are some of the main threats to the integrity of the Amazonian ichthyofauna and whole aquatic systems. Moreover, the degree and severity of the risk to many fish species frequently cannot be evaluated simply due to complete absence of reliable data about those species.

Natural history studies are a powerful tool for conservation of the Amazon fish fauna, generating the necessary knowledge for maintenance or recovery of aquatic ecosystems and subsidizing policies of environmental control. Information derived from natural history and behavioral studies also serve as low-cost sustainability indicators for ecotourism activities. Such studies also alert for threats to the integrity of aquatic systems and its biodiversity.

Finally, it is necessary to develop a much more intense research effort than that presently underway, in order to know even the simplest aspects of life history of the fishes that dwell in the multitude of rivers, lakes, and streams of the Amazon. If this effort fails or is not made in due time, in the near future we may be left with the only—and sad—possibility of studying fishes exclusively from jars full of dead specimens in museum shelves. And even if some less demanding people may consider that option as something acceptable, we will throw away a priceless amount of information on the evolutionary history of the world's most spectacular freshwater ichthyofauna, and lose forever all the beauty and intricacy of the natural history of fishes of the Amazon.

Acknowledgments

We thank to F. Mendonça, A. V. Galuch, H. M. V. Espírito Santo and H. dos Anjos for help in field work and for sharing important information on several fish species' distribution and habitat characteristics; to M. Goulding and R. Rodrigues for kindly allowing the use of the images of the foraging arowana and reproductive female of the dwarf cichlid, respectively; to Brazilian Environmental Agency (IBAMA) for the research permits; to the INPA, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM), Brazilian Research Council (CNPq), and Fundação “O Boticário” de Proteção à Natureza for research grants.

Glossary

Camouflage or crypsis: adaptations some animals use as protection from predators. An animal that uses camouflage looks like things in its environment. It might look like a leaf, a twig, or a rock.

Cleaning behavior: is defined as an interspecific cooperative interaction, in which a micro-carnivore (cleaner) forage on the body of other fishes (clients), the latter thus getting rid of ectoparasites and diseased tissue, and receives tactile stimulation.

Ichthyofauna: a group of fishes living and interacting with one another in a specific region under relatively similar environmental conditions.

Litter: an accumulation of dead plant remains on the soil surface.

Lotic: applied to a freshwater habitat characterized by running water (e.g. rivers, streams).

Mimicry: animals that use mimicry use colors and markings to look like another animal.

Neotropical: the region which includes South and Central America, including southern Mexico, the West Indies, and the Galapagos Islands.

Ovovivipary: the method of reproduction in which young develop from eggs retained within the mother's body but separated from it by the egg membranes. The eggs contain considerable yolk, which provides nourishment for the developing embryo.

Periphyton: organisms attached to or clinging to the stems and leaves of plants or others objects projecting above the bottom sediments of freshwaters ecosystems.

Phylogenetic: the name within biology that reconstructs evolutionary history and studies the patterns of relationships among organisms.

Prezygotic isolation: a type of reproductive isolation that occurs before the formation of a zygote can take place or prevent the fertilization of the egg if the species attempt to mate.

Systematics: the study of the diversity of life on planet Earth, both past and present, and the relationships among living things through time. Systematics, in other words, is used to understand the evolutionary history of life on Earth.

Bibliography

Carvalho L. N., Zuanon J. and Sazima I. (2006). The almost invisible league: crypsis and association between minute fishes and shrimps as a possible defence against visually hunting predators. *Neotropical Ichthyology* **4**: 219-224. [A study of associations of fishes and shrimps as an example of a mimetic relation in freshwaters].

Fernandes C.C., Podos J. and Lundberg J.G. (2004). Amazonian ecology: tributaries enhance the diversity of electric fishes. *Science* **35**: 1960-1962. [An account of the distribution of electric fish species along the Amazon River, showing an unexpected pattern of increased species richness near the confluence of its main tributaries].

Goulding M. (1989). *Amazon-The flooded forest*. BBC Book, London. [A nice and instructive book on the natural history of animals and plants and their adaptations to the life in the seasonally flooded forests].

Goulding M. (1980). *The Fishes and the forest: exploration in Amazonian natural history*, 208 pp. University of California Press, Los Angeles. [A seminal study on the close relations between fruit- and invertebrate-feeding fishes and the flooded forests].

Goulding M., Carvalho M.L. and Ferreira E.G. (1988). *Rio Negro: Rich Life in Poor Water*, 200 pp. SPB Academic, The Hague, Netherlands. [A comprehensive study on the ecology of the fishes of the black waters of the largest Amazon River tributary].

Junk W.J., Bayley P.B. and Sparks. R.E. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Special Publications of the Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **106**: 110-127. [A theoretical reasoning about the importance of predictable flooding as the main ecological factor of the Amazon River].

Lowe-McConnell, R. H. (1987). *Ecological studies in tropical communities*. Cambridge University Press, Cambridge, 382pp. [A comprehensive compilation of ecological studies in tropical rivers worldwide, with general ecological information about Amazon fishes].

Sabino J. and Zuanon J (1998). A stream fish assemblage in Central Amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **8**: 201-210. [A detailed study on natural history of several fish species, including feeding tactics, time of activity, microhabitats, and spatial distribution in a forest stream].

Saul W.G. (1975). An ecological study of fishes at a site in upper Amazonian Ecuador. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **127**: 93-134. [A seminal paper on the ecology of fishes in the upper Amazon, with general information on the natural history of several species].

Sazima I. (1983). Scale-eating in characoids and other fishes. *Environmental Biology of Fishes* **9**: 87-101. [A review of the scale-eating habits of freshwater fishes, including information on morphology, feeding tactics, and a discussion about the origins of such specialized feeding behavior].

Winemiller K.O. (1989). Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia* **81**: 225-241. [An overview of the main life history traits of freshwater fishes in South American rivers, especially regarding the reproductive tactics].

Zuanon J. and Sazima I. (2005). The ogre catfish: prey scooping by the auchenipterid *Asterophysus batrachus*. *Aqua, Journal of Ichthyology and Aquatic Biology* **10**: 15-22. [A detailed description of a remarkable feeding tactic displayed by a catfish that can engulf very large prey fishes, based on observations of captive specimens].

Zuanon J., Carvalho, L.N. and Sazima I. (2006). A chamaeleon characin: the plant-clinging and colour-changing *Ammocryptocharax elegans* (Characidiinae: Crenuchidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **17**: 225-232. [A detailed study on the natural history of a small characin species that display a combination of morphological and behavioral traits related to life among submerged bog plants in forest streams].

Zuanon J. and Sazima J. (2004). Vampire catfishes seek the aorta not the jugular: candirus of the genus *Vandellia* (Trichomycteridae) feed on major gill arteries of host fishes. *Aqua Journal of Ichthyology and Aquatic Biology* **8**: 31-36. [A detailed description of the feeding behavior of a blood-feeding catfish, based on observations of captive specimens].

Zuanon, J., F. A. Bockmann & I. Sazima (2006). A remarkable sand-dwelling fish assemblage from central Amazonia, with comments on the evolution of psammophily in South American freshwater fishes. *Neotropical Ichthyology* 4: 107-118. [A natural history study of a specialized assemblage of fishes that live exclusively associated to sand patches in the stream bottom, with a discussion on the distribution patterns of sand-dwelling fish species in South American freshwaters].

Biographical Sketches

Lucélia Nobre Carvalho graduated in Biological Sciences at the Universidade Federal de Uberlândia, where she studied fish behavior by means of experimental manipulations. She obtained her MSc degree at Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, investigating the ecological interactions of piranhas and their ectoparasites in the Pantanal wetlands of Brazil. In 2004 she began her DrSc studies at the Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), focusing on the ecology and natural history of stream fishes. She has published articles on national and international journals and her main interests include animal behavior, natural history and community ecology of Neotropical fishes.

Jansen Zuanon graduated in Biological Sciences at the Universidade Estadual de São Paulo, obtained his MSc degree at Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), and his DrSc degree at Universidade Estadual de Campinas. Since 1986 he has worked as a researcher at INPA, where he acts as advisor of MSc and DrSc students. His main interests include natural history, ecology and taxonomy of freshwater fishes, and he has published scientific papers, books and popular articles on those subjects. Currently he is developing research projects dealing with ecology and conservation of Amazonian aquatic environments and their fish fauna, mainly focusing on natural history of forest stream fishes.

Ivan Sazima graduated in Biological Sciences at the Universidade de São Paulo, where he also obtained his MSc and DrSc degrees. He presently teaches Vertebrate Zoology and Vertebrate Natural History at undergraduate and graduate levels at the Universidade Estadual de Campinas, where he also acts as students' advisor at MSc and doctorate levels. His research interests span from fishes to mammals, and he has published articles on natural history, behaviour, ecology, and systematics of vertebrates in Brazilian and foreign scientific and popular journals.

To cite this chapter:

Lucelia Nobre Carvalho , Jansen Zuanon , Ivan Sazima ,(2007),NATURAL HISTORY OF AMAZON FISHES, in *International Commission on Tropical Biology and Natural Resources*, [Eds. Kleber Del Claro,Paulo S. Oliveira,Victor Rico-Gray,Alonso Ramirez,Ana Angelica Almeida Barbosa,Arturo Bonet,Fabio Rubio Scarano,Fernado Louis Consoli,Francisco Jose Morales Garzon,Jimi Naoki Nakajima,Julio Alberto Costello,Marcus Vinicius Sampaio,Mauricio Quesada,Molly R.Morris,Monica Palacios Rios,Nelson Ramirez,Oswaldo Marcal Junior,Regina Helena Ferraz Macedo,Robert J.Marquis,Rogério Parentoni Martins,Silvio Carlos Rodrigues,Ulrich Luttge], in *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*, Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford ,UK, [<http://www.eolss.net>] [Retrieved November 29, 2007]

CONCLUSÕES GERAIS

1) O estudo integrado de igarapés de 1ª a 5ª ordem na Amazônia Central identificou que a vazão representa um bom indicador ambiental da estrutura e funcionamento das assembléias de peixes nesses sistemas aquáticos.

2) A riqueza de espécies de peixes aumentou num processo que envolveu adição e substituição de espécies ao longo do contínuo longitudinal de igarapés. De forma semelhante, categorias tróficas foram adicionadas às assembléias de peixes acompanhando o aumento de tamanho (= vazão) dos igarapés.

3) O estudo das relações entre dieta e disponibilidade de presas (macroinvertebrados) de três espécies de peixes ao longo do contínuo de igarapés de 1ª a 5ª ordem revelou a existência de preferências alimentares para cada uma delas. Entretanto, os peixes examinados também consumiram presas em proporção idêntica à de sua disponibilidade no ambiente, indicando a ocorrência de estratégias de forrageamento ótimo para essas espécies.

4) A intensa utilização de macroinvertebrados alóctones pelas duas espécies de caracídeos analisadas neste estudo revelou sua elevada importância como recurso alimentar, não apenas em igarapés de pequena ordem, mas ao longo de todo o contínuo examinado (1ª a 5ª ordem). Isto reforça o papel fundamental da mata ripária para a dinâmica trófica desses sistemas aquáticos na Amazônia Central.

5) Interações complexas entre vertebrados (peixes) e invertebrados (camarões) foram detectadas em igarapés de ordem intermediária (3ª e 4ª ordens). Nesta associação interespecífica, a camuflagem e a transparência foram usadas para escapar de potenciais

predadores, sendo a semelhança entre peixes e camarões considerada como um tipo de associação defensiva, similar a mimetismo numérico ou social.

6) A ocupação de certos microhabitats pelos peixes nos igarapés usualmente envolve um conjunto de especializações morfológicas e comportamentais. O crenuquídeo *Ammocryptocharax elegans* constitui um exemplo marcante, pois utiliza nadadeiras peitorais modificadas, forma de natação especializada, comportamento críptico ao forragear, e a habilidade de mudar de cor de acordo com o substrato circundante. Tais características permitem que essa espécie de peixe ocupe trechos de igarapés dominados por macrófitas (*Thurnia sphaerocephala*, Thurniaceae), em locais de correnteza moderada a forte e sob forte incidência de luz solar.

7) Semelhança com folhas mortas, um tipo de camuflagem comum em ambientes terrestres, foi registrada em igarapés da Amazônia Central. Três espécies de peixes de hábitos noturnos (duas de Siluriformes e uma de Gymnotiformes) apresentaram formato do corpo e colorido muito semelhantes a folhas mortas, além de comportamento críptico (i. e., imobilidade persistente durante o período de repouso diurno). Esta forma de camuflagem parece constituir um mecanismo de defesa principalmente contra predadores de hábitos diurnos e que forrageiam orientados pela visão, e revela a existência de especializações comportamentais pouco conhecidas para peixes de igarapés amazônicos.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)